

О. М. ИВАНОВА - КАЗАС

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

0

5

4

0

5

4

4

4

3

0

0

0

4

0

0

3

0

1
1
1
1
1

10/10

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

О. М. ИВАНОВА-КАЗАС

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Ответственный редактор В. Л. КАСЬЯНОВ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
„НАУКА”
1995

Иванова-Казас О. М. Эволюционная эмбриология животных. — СПб.: Наука, 1995. — 565 с.

В книге рассматривается эволюция онтогенеза в целом и отдельных составляющих его процессов, которая лежит в основе органической эволюции. При обсуждении этой проблемы использованы наряду с результатами старых, ставших уже классическими, исследований новейшие достижения эмбриологии (список литературы содержит около 1300 названий). Многие из затронутых частных проблем получили новую оригинальную трактовку. Библиогр. назв. 1348. Ил. 216.

Ответственный редактор В. Л. КАСЬЯНОВ

Рецензенты: А. К. ДОНДУА, Ю. В. МАМКАЕВ

Редактор издательства Е. И. ВАСЬКОВСКАЯ

Книга издана при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-20139)

И 1904000000-572
042(02)-95 144-95, 1 полугодие

ISBN 5-02-026021-5

© О. М. Иванова-Казас, 1995
© Российская академия наук, 1995
© Оформление — А. Т. Пожванов, 1995

ПРЕДИСЛОВИЕ

Названия „эволюционная” и „сравнительная” эмбриология часто считаются синонимами, но это не так. Сравнительной обычно называют частную эмбриологию, которая описывает развитие в разных группах животных, и хотя при этом путем сравнения делаются какие-то выводы эволюционного характера, не это является основным ее содержанием. Эволюционная эмбриология пользуется сравнительным методом гораздо шире, а основной ее проблемой является эволюция онтогенеза в целом и отдельных составляющих ее процессов.

Как известно, организм есть морфопроцесс; на протяжении всей своей жизни, от зарождения до смерти, он непрерывно изменяется, проходя через ряд морфобиологических состояний. Жизненный цикл многих видов животных усложнен полиморфизмом или чередованием различных поколений. Для сохранения вида необходимо, чтобы на всех стадиях индивидуального или более сложного видового жизненного цикла организм был достаточно хорошо адаптирован к внешним условиям, а все морфогенетические процессы должны осуществляться наиболее экономным и рациональным способом. Поэтому возникло большое разнообразие типов дробления, гаструляции, постэмбрионального развития и т. д. Но эта пестрота эмбриологических феноменов не является сумбурной, между различными типами морфогенетических процессов существуют строгие корреляции, а в разных ветвях филогенетического древа в силу различных исторических причин проявились различные эволюционные тенденции. Все это привело к возникновению более или менее четко очерченных типов развития, между которыми существует эволюционная преемственность. Изучению эволюционных преобразований онтогенеза и посвящена эта книга.

При написании книги мне очень помог многолетний опыт чтения лекций на Кафедре эмбриологии Петербургского университета. Чтобы изложить слушателям в ясной и логической форме большое количество пестрых и, казалось бы, мало связанных друг с другом фактов, нужно было уяснить (и прежде всего для себя самой) исторические и экологические причины возникновения характерных для каждой группы животных комбинаций онтогенетических признаков. Размышления на эти темы привели к выработке определенных представлений по ряду спорных вопросов эволюционной эмбриологии, которые развиваются в предлагаемой книге. Таким образом, данная книга может рассматриваться и как расширенное руководство, и как оригинальная монография. Я надеюсь, что она представит интерес не только для эмбриологов, но и для более широкого круга биологов-эволюционистов и даст повод для плодотворных дискуссий.

Поскольку латинские названия таксономических групп пишутся с прописной буквы, я намеренно делаю это и с их русскими переводами, для того чтобы подчеркнуть, что речь идет о таксоне в целом, а не об отдельных его представителях.

В своей работе я пользовалась советами и консультациями многих авторитетных эмбриологов — докторов биологических наук М. Н. Рагозиной и Т. А. Летлаф, профессора Санкт-Петербургского университета А. К. Дондуа, доцентов Н. С. Габасовой, А. А. Лобропольского, Ю. К. Кузнецова и других. Директор Института биологии моря РАН доктор биологических наук В. П. Касьянов помог мне в публикации книги, которая была осуществлена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Всем, кто так или иначе помогал мне в работе, я выражаю свою искреннюю признательность.

Поскольку этот труд является итогом всей моей научной деятельности, мне представляется уместным вспомнить с благодарностью моих учителей, под влиянием которых сложились мои научные интересы, — доцента А. П. Римского-Корсакова, проф. П. П. Иванова, чл.-кор. АН СССР В. А. Погеля.

Особенно многим я обязана акад. А. В. Иванову, который был моим неизменным другом и советчиком на протяжении многих лет. Его светлой памяти я и посвящаю эту книгу.

Глава I

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА METAZOA

Общие закономерности эволюции онтогенеза

Прежде чем приступить к рассмотрению конкретных проблем эволюционной эмбриологии, необходимо разобраться в закономерностях, лежащих в основе этих процессов. В области эмбриологии (еще до того, как в нее проникла идея эволюции) были сформулированы два общих положения, которые получили позднее эволюционную трактовку, — это так называемые теория параллелизма и закон Бэра.¹ Сущность теории параллелизма состоит в том, что зародыши высших животных проходят в своем развитии стадии, похожие на низших животных в их взрослом состоянии. Этому положению Бэр (Baer, 1828, — см.: Бэр, 1950) противопоставил свой закон, который часто называют законом эмбрионального сходства, или законом эмбриональной дивергенции, а в формулировке самого автора он звучит следующим образом: „Мы... признаем в качестве закона индивидуального развития: 1) что в каждой большой группе общее образуется раньше, чем специальное; 2) в отношениях между формами из всеобщего образуется менее общее и т. д., пока, наконец, не выступает самое специальное; 3) каждый эмбрион определенной животной формы вместо того, чтобы проходить через другие определенные формы, напротив, отходит от них; 4) следовательно, в основном эмбрион высшей формы никогда не походит на другую животную форму, но только на ее эмбрионы” (Бэр, 1950, с. 362).

Хотя закон Бэра имеет характер эмпирического правила, он приобрел большое теоретическое значение после того, как Дарвин (Darwin, 1859, — см.: Дарвин, 1898) признал, что сходство зародышей животных, значительно отличающихся друг от друга во взрослом состоянии, может служить указанием на общность их эволюционного происхождения. Дарвин рассматривал зародыш как „потускневший портрет” прародительской формы, хотя и признавал возможность адаптивных изменений в ходе развития. Эти идеи были затем развиты Ф. Мюллером и Э. Геккелем (Müller, 1864; Haeckel, 1874, 1877, — см.: Мюллер-Геккель, 1940). Геккель сформулировал свой знаменитый биогенетический закон: „Онтогенез есть краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза”. По Геккелю, эволюционные изменения в структуре органов происходят у взрослых животных, а состояние, в котором находился

¹ Здесь и далее разрядкой выделены названия теорий, законов и гипотез, а также термины, употребляемые в литературе по эволюционной эмбриологии животных.

данный орган у предковой формы, как бы сдвигается на более ранние стадии; филогенез рассматривается как „механическая причина“ онтогенеза. Такое понимание отношения между индивидуальным развитием и эволюцией дает объяснение тем наблюдениям, которые легли в основу теории параллелизма. Все те признаки и процессы, которые повторяют филогенез, Геккель назвал палингенетическими, а те признаки и процессы, которые возникли в результате вторичных изменений в ходе развития и не укладываются в рамки биогенетического закона, он назвал ценогенетическими. К числу ценогенезов он отнес гетерохронии, гетеротопии, сокращение развития путем выпадения отдельных стадий и возникновение различных провизорных органов адаптивного характера. А так как Геккель интересовалась в первую очередь не эволюция самого онтогенеза, а возможность использования эмбриологических данных (наряду с сравнительно-анатомическими и палеонтологическими) для построения филогенетического дерева, ценогенезы были для него лишь досадной помехой, фальсифицирующей филогенез.

Хотя известно немало примеров, когда эмбриология дала ценные аргументы при решении филогенетических вопросов, но вторичных изменений в ходе развития так много, что в начале нашего столетия многие авторы выступили с резкой критикой биогенетического закона (см.: Ежиков, 1940). В настоящее время утвердилось представление, четко сформулированное Гарстангом (Garstang, 1922): „Филогенез является не чем иным, как рядом онтогенезов, идущих по пути модификаций“. По мнению этого автора, „онтогенез не повторяет филогенез, а творит его“.

Близкие представления начиная с 1910 г. развивает Северцов; свое завершение они получили в его монографии, вышедшей в 1939 г. Основное его положение состоит в том, что „филогенетические изменения строения взрослых органов происходят путем изменения хода развития этих органов. Филогенез является, таким образом, функцией онтогенеза“ (Северцов, 1939, с. 586). Наследственные изменения в ходе развития, приводящие к изменениям дефинитивной структуры, Северцов назвал филэмбриогенезами. В зависимости от того, на какой стадии они происходят, различаются 3 типа филэмбриогенезов: анаболия (надставка), при которой почти завершившее свое развитие животное приобретает какие-то новые особенности, так что к онтогенезу прибавляется новая стадия, девиация — отклонение хода развития от первоначального пути на какой-то средней стадии и архаллаксия — изменение развития органа с самого момента его закладки. Рекапитуляция возможна только в том случае, если эволюционные сдвиги происходили по типу анаболии. Но анаболия играет особенно важную роль в эволюции, так как путем их накопления происходят усложнение организации животных. Кроме того, Северцов упоминает и такие наследственные изменения онтогенеза, которые к концу развития регулируются и не оказывают влияния на окончательное строение органов; за счет таких регулирующих изменений происходит развитие различных провизорных органов.

Все эти авторы рассматривали проблему соотношения онто- и филогенеза как чисто морфологическую, но она имеет еще и генетический аспект. Интересно, что об этом думал еще Дарвин, который писал, что „причина изменений развития могла подействовать и, полагаю я, большей частью действовала еще прежде, чем возник зародыш, и отклонение может быть обусловлено поражением мужского или женского пологого элемента условиями, которым подвергался один из родителей или их предков“ (Дарвин, 1865, — цит. по: Ежиков, 1940).

Теперь общепризнано, что весь ход индивидуального развития уже запрограммирован в зиготе, а эволюция совершается благодаря изменениям в этой программе. Необходимая для развития информация содержится в ядерной ДНК и в цитоплазме яйца. Современные представления о том, как происходит реализация этой информации в онтогенезе, изложены в монографии Рэффа и Кофмена (1986). В упрощенном виде суть этих представлений сводится к следующему. В осуществлении морфогенеза

большую роль играют так называемые регуляторные гены, которые определяют направление дифференциации клеток, превращение их в зачатки определенных органов, время наступления различных онтогенетических процессов и т. д. Большинство мутаций, затрагивающих регуляторные гены, настолько нарушают развитие, что приводят к гибели зародыша, но некоторые из них приводят к видоизменению или исчезновению одних структур или к возникновению новых.

В результате изучения генетических механизмов, контролирующих формирование сегментарного состава тела Дрозофилы, были идентифицированы гены, подавляющие развитие брюшных конечностей, необходимые для развития крыльев и обеспечивающие преобразование 2-й пары крыльев в жужжальца. Морфологические изменения, произошедшие за время эволюции от сходных с Многоножками предковых форм до современных Двукрылых, были, очевидно, сопряжены с появлением этих генов.

Существенно, однако, что экспрессия генов, играющих такую важную роль в развитии и эволюции, происходит лишь при определенных условиях, к числу которых относятся свойства окружающей ядро цитоплазмы, градиентное распределение в теле зародыша каких-то морфогенетически активных веществ, межклеточные взаимодействия и т. д. В зависимости от этих условий в разных клетках происходит экспрессия разных генов, что приводит к дальнейшей дифференциации частей зародыша. Для эмбриолога, наблюдающего происходящую в процессе онтогенеза смену форм, особый интерес представляет то обстоятельство, что время активности каждого гена, контролирующего какой-то отрезок общей программы развития, приурочено лишь к определенной стадии. Изменения хода развития, выходящие за рамки свойственной данному виду животных программы, означают появление в генотипе каких-то новых факторов. До того как эти новые факторы вступят в действие, развитие протекает по старой программе и можно наблюдать рекапитуляцию, которую следует понимать не как повторение в развитии признаков взрослого предка, а как повторение каких-то стадий развития этого предка (что хорошо согласуется с 4-м пунктом закона Бэра). Действительно, у зародышей высших наземных Позвоночных (Amniota) формируются не настоящие жаберные щели, способные функционировать как органы водного дыхания, а только их зачатки; цидиппоидная личинка Ползающих гребневигов (*Platycyanea*) копирует не взрослого гребневика *Cydippe*, а его ювенильную стадию; то же можно сказать о хвостатой личинке Асцидий; сильно модифицированные эндопаразитизмом Брюхоногий моллюск *Parenteroxenos dogieli* и Усоногий рак *Sacculina caricipi* имеют личиночные стадии, свойственные их непаразитическим родителям, — велигера в первом случае и циприсовидную личинку во втором.

Таким образом, анаболия, девиация и архаллаксия не могут рассматриваться как причина эволюционных изменений в дефинитивной структуре, т. е. не являются филэмбриогенезами в том смысле, который вкладывал в них Северцов. Но эти термины сохраняют свое описательное значение и служат для характеристики различных морфологических изменений в ходе развития — так же, как термины палингенез, ценогенез, гетеротопия, гетерохрония и т. д.

Итак, взрослое состояние животного неотделимо от его развития — это лишь его заключительная стадия (истина, хорошо известная еще Бэру). Как очень хорошо выразился Беклемишев (1964, с. 11), „организм есть нечто непрерывно меняющееся, он есть морфопроцесс“. Филогенез проявляется в эволюционных изменениях, которые могут затрагивать любые стадии развития, начиная с яйца и кончая взрослой формой, так как для сохранения вида он должен быть хорошо приспособлен к условиям своего существования на всех стадиях. В то же время, как подчеркивает Шмальгаузен (1938, 1969), онтогенез есть интегральный процесс, изменения, затрагивающие одну стадию развития, прямо или косвенно оказывают влияние и на другие

стадии. Между частями зародыша существуют сложные морфогенетические корреляции, некоторые зачатки (например, хорда у Позвоночных) играют роль организаторов и индукторов и стойко сохраняются даже после того, как соответствующий орган взрослого животного утратил свое значение и редуцировался. „Явления эмбрионального сходства ранних стадий, а также явления рекапитуляции объясняются трудностью перестройки системы взаимозависимостей между морфогенетическими процессами без нарушения самого эмбриогенеза с его летальными и полулетальными последствиями” (Шмальгаузен, 1938, с. 45). По мнению Шмальгаузена, эволюция осуществляется путем отбора целых онтогенезов.

В настоящее время многие авторы (Уоддингтон, 1970; Светлов, 1972; Шишкин, 1981, и др.) подчеркивают (вопреки Северцову) особое значение заключительной (взрослой) стадии развития, так как на этой стадии осуществляется функция полового размножения, в результате которого возникает генетическое разнообразие, дающее материал для отбора и дальнейшей эволюции. Эти авторы рассматривают онтогенез как телеономический (целенаправленный) процесс. Для устранения последствий, действовавших во время развития внешних факторов, у зародышей возникают регуляторные механизмы, которые способствуют достижению жизнеспособной взрослой стадии.

Как было отмечено еще Шмальгаузенем (1938), новые признаки возникают как адаптивные модификации, которые сначала проявляются лишь при определенных условиях, а затем приобретают более устойчивый, не зависящий от внешних факторов характер — происходит автономизация развития. Это относится и к адаптивным изменениям онтогенеза. Таким путем, в частности, возникают высокоспециализированные личинки, формирование которых уводит в сторону от прямого пути к взрослой форме. Но за личиночной стадией следует процесс более или менее глубокой реорганизации (метаморфоз), который приводит к нужному конечному результату. Метаморфоз можно рассматривать как средство регуляции онтогенеза на уровне вида.

Происхождение онтогенеза Metazoa

Основными свойствами живых существ являются саморегуляция и самовоспроизведение (т. е. размножение), а следовательно, и индивидуальное развитие. Короткова (1979) обоснованно полагает, что первоначально индивидуальное развитие сводилось к восстановительным процессам после деления, но позднее онтогенез приобрел более сложные формы.

Деление остается основной формой размножения одноклеточных организмов, содержание их онтогенеза составляют процессы роста и восстановления утраченных в результате деления структур. У многих Protozoa имеется и половой процесс, который состоит в том, что две половые особи (гаметы) сливаются и образуют одну новую особь (зиготу). Половой процесс не является у Простейших актом размножения и имеет чисто генетический смысл; но и после объединения гамет в зиготе тоже должны происходить какие-то перестройки, которые следует отнести к явлениям индивидуального развития.

Многоклеточным животным (Metazoa) свойственны две формы размножения — половая и бесполовая, которым соответствуют и два типа индивидуального развития — половой (эмбриогенез в широком понимании как развитие из яйца) и бесполой (бластогенез — развитие нового индивида из почки или фрагмента тела материнского животного). Исторически бесполое размножение предшествовало половому, но после появления полового размножения оно стало постепенно затухать и у большинства высокоорганизованных животных исчезло. Правда, при некоторых условиях

бесполое размножение оказывается очень полезным и снова возрождается на основе различных восстановительных реакций. Имеются достаточно веские основания, чтобы предполагать многократное и независимое возникновение бесполого размножения у Metazoa. Соответственно между бесполом размножением в разных группах животных прямых эволюционных связей нет.

Что касается полового размножения, то оно, по мнению большинства зоологов, раз возникнув у первичных Metazoa или их протозойных предков, сохраняется на протяжении всей их последующей эволюции непрерывно. При этом исходной стадией индивидуального развития является оплодотворенное (реже — партеногенетическое) яйцо и основная схема полового онтогенеза у всех Многоклеточных животных принципиально сходна, так что можно говорить о гомологичных стадиях развития у животных, далеких в систематическом отношении. Это дает возможность проследить эволюцию полового онтогенеза не только как целого, но и по отдельным стадиям и процессам, что и составляет основное содержание настоящей книги.

Однако существует иная точка зрения — это гипотеза фазового характера эволюции онтогенеза (Короткова, 1979, 1991). Согласно этой гипотезе, в процессе эволюции Metazoa несколько раз сменялись периоды (фазы), когда размножение осуществлялось исключительно половым или исключительно бесполом способом, а в переходные периоды обе формы размножения сосуществовали одновременно. При этом предполагается, что крупные изменения организации, приводящие к возникновению новых типов, происходили только в периоды исключительно бесполого размножения. Из этого следует, что половые клетки и зародыши животных, относящихся к разным типам, не гомологичны, что зародышевые листки лишены эволюционного смысла, что рекапитуляции возможны только в пределах типа, а сходства в развитии животных из разных типов являются следствием параллельной эволюции и не могут служить критерием филогенетической близости. Иначе говоря, эта гипотеза возвращает нас к теории типов, которая является уже пройденным этапом истории зоологии.

Однако эта оригинальная гипотеза не подкрепляется сколько-нибудь убедительными фактами. Правда, существуют группы животных, в жизни которых большую роль играет партеногенез, т. е. редуцированная форма полового размножения (Коловратки, некоторые Ракообразные и Насекомые), или бесполое размножение (колониальные формы, как Гидрозои, Коралловые полипы, Мшанки, многие Оболочники), но в их жизненном цикле обычно сохраняется и стадия нормального полового размножения. Партеногенез и бесполое размножение получают сильное развитие в тех случаях, когда необходимая для оплодотворения встреча полов затруднена (например, при сидячем образе жизни) или же когда нужно использовать сравнительно короткий благоприятный период для быстрого увеличения численности популяции. Хотя существуют отдельные виды и расы животных, у которых половое размножение не найдено, очень вероятно, что это объясняется их недостаточной изученностью. Так было, например, с байкальскими губками, относительно которых долгое время считалось, что они размножаются только бесполом путем, но потом было доказано, что сориты, принимавшиеся раньше за внутренние почки, являются в действительности зародышами, развивающимися из оплодотворенных яиц (Гуреева, 1968, 1972). Даже если допустить существование отдельных видов, полностью утративших половое размножение, их следует рассматривать как очень редкие исключения, на которых нельзя строить такую всеобъемлющую гипотезу, как гипотеза фазового характера эволюции онтогенеза. Кроме того, очень трудно себе представить, как могло возникнуть половое размножение у Многоклеточных животных, размножающихся исключительно бесполом путем, так как оно могло выработаться только на основе агамной цитогонии, которая у современных Metazoa не встречается (хотя за таковую иногда принимают некоторые формы партеногенеза).

Также мало обоснована идея возможности значительных изменений плана строения только у животных с исключительно бесполом размножением. Чтобы вывести крайне своеобразный тип организации Иглокожих из такового Полухордовых, совершенно не требуется участие бесполого размножения. В то же время ранние стадии развития в обеих группах настолько сходны, что сомневаться в существовании эволюционной непрерывности полового размножения не приходится. Гипотеза Короткопой до такой степени не согласуется с фактами, что это даст право игнорировать ее в последующих рассуждениях.

Половой онтогенез Metazoa складывается из следующих периодов. Оплодотворенное яйцо (зигота) претерпевает ряд делений (стадия дробления), и образуется зародыш, состоящий из многих более или менее однородных клеток, — бластула. Затем клетки бластулы разделяются на два или три комплекса — зародышевые листки, между которыми после закономерных перемещений устанавливаются определенные пространственные отношения (соответственно различаются экто-, энто- и мезодерма); совокупность этих процессов получила название гастрюляции. Дальше происходит органогенез — из состава зародышевых листков выделяются зачатки различных органов и тканей.

Большая часть описанных морфогенетических процессов протекает под покровом яйцевых оболочек или, в случае живорождения, в теле матери; этот период индивидуального развития называется эмбриональным (эмбриогенез в узком смысле слова). После того как еще не завершивший свое развитие организм перейдет к самостоятельной жизни, начинается постэмбриональный период, во время которого происходит интенсивный рост животного. Постэмбриональное развитие может протекать плавно или сопровождаться метаморфозом. У достигших зрелости животных происходит формирование половых клеток (гамет). После окончания репродуктивного периода начинаются старческие изменения в организме, которые некоторыми авторами рассматриваются как заключительная стадия онтогенеза. Ход полового онтогенеза может усложняться или даже прерываться из-за того, что в него вклинивается бесполое размножение; это приводит к возникновению сложных жизненных циклов с чередованием половых и бесполовых поколений.

Само собой разумеется, что онтогенез не мог возникнуть у Metazoa сразу в такой сложной форме, и естественно предположить, что какие-то его элементы являются более древними, а какие-то возникли позднее. Как показано выше, эволюция онтогенеза неотделима от эволюции взрослых животных, и если мы хотим понять, как возник онтогенез Metazoa, мы должны обратиться к проблеме происхождения самих Metazoa. По этому поводу высказано очень много гипотез, детальный критический разбор которых дан А. В. Ивановым (1968). Некоторые из этих гипотез сформулированы в полном отрыве от эмбриологии и потому не представляют для нас особого интереса. Мы рассмотрим только те из них, которые опираются на данные эмбриологии или дают им какую-то эволюционную трактовку.

Прежде всего, заслуживает упоминания полиэнергидная гипотеза, или гипотеза целлюляризации, различные варианты которой развивали Неринг (Jhering, 1877), Кент (Kent, 1880–1882), Тихомиров (1887), Штейнбек (Steinböck, 1958a, 1958b), Хаджи (Hadži, 1958, 1963) и некоторые другие авторы. Суть этой гипотезы состоит в том, что Metazoa произошли от каких-то одиночных полиэнергидных Простейших, тело которых распалось на отдельные клетки. Эмбриологическим аргументом в пользу гипотезы целлюляризации является, по мнению Кента, существование поверхностного типа дробления, при котором сначала происходит деление ядер и лишь позднее появляются клеточные границы. Тихомиров полагал, что клетки, на которые разделилось древнее „плазматическое существо“, были сначала однородными и составляли плотный морулообразный организм. Последующая дифференциация клеток не поверхностный слой и внутреннюю массу осуществлялась путем мо-

рульной деламинации, которую Тихомиров считал простейшим способом обособления зародышевых листков. Подтверждение своих взглядов он видел в том, что даже у Гидроидов, у которых сначала формируется целобластула, а гастрюляция происходит путем иммиграции, проходит в своем развитии стадию плотной личинки — паренхимулы.

Современные сторонники полиэнергидной гипотезы считают, что предками Многоклеточных животных были какие-то многоядерные Инфузории, у которых еще не развились дуализм ядер, а половой процесс еще не приобрел характера конъюгации. После разделения клеток эти Prociliata прямо перешли в Бескишечных турбеллярий (Acoela), в паренхиме которых клеточные границы еще отсутствуют. Предполагается, что клетки, в которые после целлюляризации попали различные органы, сразу оказались дифференцированными, приспособленными для выполнения различных специальных функций. Хаджи даже считает возможным устанавливать прямые гомологии между поверхностным слоем цитоплазмы Инфузорий с трихоцистами и ресничным кожным покровом Acoela с рабдитами, между центральной частью эндоплазмы, содержащей пищеварительные вакуоли, и пищеварительными плазмодиями и т. д. Он перечисляет еще ряд признаков, сближающих Ciliata и Acoela: неограниченные размеры тела, гермафродитизм, размножение поперечным делением, ресничная форма передвижения, макрофагия и т. д. То обстоятельство, что у Acoela наблюдается полное дробление, а клеточные границы исчезают лишь позднее, с точки зрения Хаджи, не противоречит развиваемой им гипотезе. Он объясняет это тем, что целлюляризация уже распространилась на дробление, почему оно и не рекапитулирует древнее „поликаррионное“ состояние. У высших Турбеллярий, от которых Хаджи производит Книдарий, Гребневикулов и всех остальных Eumetazoa, процесс целлюляризации завершился.

Общезоологические доказательства невозможности выведения Metazoa из Ciliata подробно рассмотрены Ивановым (1968), поэтому я коснусь лишь чисто эмбриологической стороны полиэнергидных гипотез. С точки зрения этих гипотез, онтогенез первичных Metazoa должен был состоять из синцитиального дробления, приводящего к образованию плазмодия, из состава которого потом должны выделяться зачатки различных органов. Однако поверхностное дробление, которое является как бы онтогенетической моделью целлюляризации, отнюдь не является примитивным и всегда связано с большим количеством желтка, механически затрудняющим плазматомиию. Оно характерно только для высокоорганизованного типа Arthropoda, а среди низших Metazoa встречается как очень редкое исключение — например, у Гидроиды *Ectopleura dumortieri*, яйца которого тоже очень богаты желтком (Werner, Aurich, 1955).

Выделение зачатков органов из синцитиальной массы известно только у некоторых паразитических Плоских червей — *Temnocephalida* (по: Fernando, 1934a) и *Polystomum integerrimum* (по: Halkin, 1901) — форм достаточно специализированных, но и в этом случае сначала происходит полное дробление, а клеточные границы исчезают позднее. Формирование органов прямо на их окончательном месте безусловно является самым коротким и рациональным способом развития, и если допустить, что оно уже было присуще первым Metazoa, то трудно понять, почему у большинства современных животных имеется стадия гастрюляции, сопряженная обычно с интенсивным перемещением клеточных комплексов. Таким образом, представления о примитивных формах полового онтогенеза, логически вытекающие из полиэнергидных гипотез, не согласуются с данными сравнительной эмбриологии и не могут быть приняты.

Для понимания происхождения онтогенеза Metazoa гораздо больше дают гипотезы, производящие Многоклеточных животных от колониальных Простейших, которые трактуют ранние стадии развития Metazoa в духе рекапитуляции. В 70–80-х гг. прошлого столетия почти одновременно возникло несколько таких гипотез. Так как

главное отличие Многоклеточных животных от колониальных Простейших состоит в том, что клетки организованы в два или три пласта, занимающих разное положение и выполняющих разные функции, в основе этих гипотез лежат различные представления о первичном способе дифференциации зародышевых листков.

Так, для создания гипотезы Планулы Рэй Ланкестера (Lankester, 1873) послужил моделью очень редкий тип гастрюляции — клеточная деляминация. Согласно этой гипотезе, Многоклеточные животные произошли от шаровидной колонии амeboидных Простейших. В каждой клетке этой колонии различалась наружная эктоплазматическая часть и внутренняя эндоплазматическая часть. Затем все клетки одновременно разделились в тангентальном направлении, что привело к образованию похожего на планулу организма с экто- и энтодермой; еще позднее образовалось ротовое отверстие.

Гипотеза Плакулы Бюкли (Butschli, 1884) предполагает, что первичные Metazoa имели форму двуслойной пластинки, один из слоев которой выполнял локомоторную функцию, а другой — питающую. Затем путем изгибания этой пластинки получился двуслойный организм с гастральной полостью и ротовым отверстием. Преобразованием Плакулы Бюкли послужила уплощенная бластула, встречающаяся иногда у разных животных (например, у Дождевых червей). Обе эти гипотезы представляют теперь лишь исторический интерес.

Наиболее популярной, имеющей своих сторонников и в настоящее время, оказалась теория Гастрей Геккеля (Haeckel, 1874, 1877, — см.: Мюллер-Геккель, 1940). По Геккелю, стадии оплодотворенного яйца соответствует филогенетическая стадия одноклеточной Цитеи, стадии дробления до образования бластоцеля, которую Геккель называл морулой (теперь этот термин употребляется в другом смысле — см. ниже), соответствует Морей, а стадии полый бластулы — Бластей, подобием которой является современная колония *Volvox*. Затем в процессе эволюции часть стенки Бластей впятилась внутрь и получился двуслойный, сходный с гастрюлой организм — Гастрей. Оставшийся на поверхности слой клеток стал играть роль кожных покровов, а впятившийся внутрь — роль кишечника; отверстие впячивания стало функционировать как рот. Все эти „первичные органы” Гастрей рекапитулируются в онтогенезе эктодермой, энтодермой и бластопором. Среди современных животных на этой эволюционной стадии остались Кишечнополостные („Гастреады”).

Теория Гастрей сразу завоевала очень широкую популярность, но встретила и много возражений. Главный недостаток этой теории состоит в ее крайней схематичности, в механическом перенесении онтогенетических процессов на филогенез, в отсутствии физиологических и экологических обоснований предполагаемых эволюционных изменений морфологии. Кроме того, Геккель ошибочно считал инвагинацию самым примитивным типом гастрюляции.

Несмотря на эти недостатки теории Гастрей, в настоящее время выдвинуты ее новые варианты, к числу которых можно отнести и гипотезу Билатерогастрей Егерстена (Jägersten, 1955, 1959). По мнению этого автора, Бластей была ползающим организмом и приобрела билатеральную симметрию. Обращенная к субстрату стенка тела при наплзании на пищевые комки стала впячиваться и в конце концов превратилась в постоянный орган — кишечник с щелевидным, вытянутым в переднезаднем направлении ртом. Так возникла Билатерогастрей, от которой Егерстен выводит Книдарий, Гребневиков и общего предка всех Bilateria — *Protocoelomata*. Однако подмена Гастрей Билатерогастрей еще больше усиливает надуманный характер этой гипотезы, а выведение из Билатерогастрей перечисленных выше животных встречает ряд возражений со стороны сравнительной анатомии и эмбриологии (см.: Иванов, 1968).

Последний по времени вариант теории Гастрей разработан Нильсеном и Норревангом (Nielsen, 1985; Nielsen, Nørrevang, 1985), которые превратили Гастрею в Трохею,

наделив ее археотрохом — кольцом длинных сложных ресничек (эту гипотезу мы рассмотрим позднее в связи с проблемой эволюции ресничных личинок).

Гораздо более убедительно и всесторонне обоснована теория Фагоцителлы Н. Н. Мечникова (Metschnikoff, 1866, — см.: Мечников, 1955). По идее Мечникова, предками Многоклеточных животных были колонии Жгутиконосцев с анимальным способом питания. Эти колонии были шаровидными и полыми, а составляющие их особи располагались на поверхности одним слоем и осуществляли функции питания и улавливания пищевых частиц. Особи, захватившие пищевую частицу, утрачивали жгутик, принимали амeboидную форму и погружались внутрь, где и протекал процесс внутриклеточного пищеварения (фагоцитоз); затем они снова выходили на поверхность и развивали жгутик. На следующей стадии эволюции произошло более стойкое разделение клеток на два типа: одни из них образовали поверхностный слой локомоторных клеток — кинобласт, а другие — аморфную внутреннюю массу амeboидных клеток — фагоцитобласт. Таким путем была достигнута эволюционная стадия, морфологически сходная с личинкой многих Губок и Книдарий — паренхимой, почему Мечников назвал ее в своих ранних работах Паренхимеллой; но так как паренхимела не питается, а гипотетический предок Metazoa должен был питаться и притом путем фагоцитоза, Мечников позднее дал ему название Фагоцителлы.

Клетки фагоцитобласта сначала должны были захватывать пищу при участии клеток кинобласта или протискиваясь между ними, но затем в кинобласте обозначилась область, где клетки кинобласта легко расступались, что сделало возможным попадание более крупных пищевых объектов непосредственно в область фагоцитобласта. Это подготовило образование рта, но пищеварение все еще оставалось внутриклеточным. Еще позднее возникла пищеварительная полость, после чего у *Diploblastica* фагоцитобласт полностью эпителизировался и образовал стенку кишки, а у *Triploblastica* эпителизации подверглась только центральная часть фагоцитобласта, а его периферическая часть дала ткани внутренней среды и мускулатуру.

При создании теории Фагоцителлы Мечников использовал факты из разных областей биологии, и в частности способность некоторых Жгутиконосцев временно переходить в амeboидную форму; он исходил из представления, что первичным было внутриклеточное пищеварение, а не полостное, и что первичной формой гастрюляции была смешанная деляминация (см. ниже). И среди современных животных существуют формы, организация которых близка к таковой Фагоцителлы (например, *Trichoplax adhaerens*, — см.: Иванов, 1973).

Теория Фагоцителлы на первых порах не привлекла к себе широкого внимания, интерес к ней возродился сравнительно недавно. Беклемишев (1944, 1964) положил теорию Фагоцителлы в основу сравнительной анатомии и проследил эволюцию кинобласта и фагоцитобласта в различных филогенетических ветвях животного царства. Заварзин (1945) в монографии, посвященной эволюции тканевых структур, убедительно показал, что первые Metazoa с самого своего возникновения уже должны были обладать пограничной тканью (кинобластом) и тканью внутренней среды (фагоцитобластом). Захваткин (1949), выдвинувший совершенно оригинальную гипотезу происхождения Metazoa (см. ниже), использовал и сильно развил ту часть теории Мечникова, в которой рассматривается возможность превращения колонии Простейших в интегрированный многоклеточный организм. Иванов (1968) подкрепил теорию Фагоцителлы материалами современной зоологии и наметил эволюционные пути, ведущие от гипотетической Фагоцителлы к реально существующим группам примитивных Многоклеточных животных. По Иванову, Губки произошли от форм, еще очень близких к Фагоцителле, не имевших ни кишки, ни ротового отверстия, которые рано перешли к сидячему образу жизни и приобрели своеобразную организацию. После образования у Фагоцителлы ротового отверстия произошла дивергенция на две эволюционные линии. Одна из них была связана с ползающим образом жизни и

привела к Bilateria, у самых примитивных представителей которых — Бескишечных турбеллярий (*Asocela*) фагоцитобласт еще не дифференцирован на центральную (пищеварительную) часть и периферическую часть, имеющую характер соединительной ткани. В другой эволюционной ветви произошла ранняя эпителизация всего фагоцитобласта; так возникли гастрееобразные организмы, часть из которых сохранили пелагический образ жизни и дали Гребневиков, а другие стали прикрепленными животными — Кишдариями.

Как следует представлять себе происхождение онтогенеза Metazoa, если исходить из колоннальных гипотез? На этот вопрос дает ответ Северцов (1939), который первым стал рассматривать происхождение и эволюцию онтогенеза как самостоятельную проблему. Как уже упоминалось, Северцов признавал существование рекапитуляции в тех случаях, когда эволюция шла по типу анаболии. За исходную стадию эволюции онтогенеза Metazoa он принимал развитие колонии Жгутиконосцев, которое сводится к ряду синхронных делений клеток, число которых зависит от окончательных размеров колонии. Так, развитие 16-клеточной колонии *Pandora* состоит из 4 делений, а развитие колоний, включающих большее число клеток, — из большего числа клеточных делений. Эволюционное увеличение размеров колонии сопровождалось удлинением их онтогенеза путем прибавления новых делений, т. е. анаболией.

У низших Многоклеточных животных к развитию прибавились новые стадии. У Кишечнополостных дробление яйца соответствует онтогенезу колонии, а стадия бластулы — самой колонии. Но затем происходит выселение клеток из бластодермы внутрь и зародыш становится двуслойным; этот процесс — гаструляция — представляет собой новую анаболию. Содержанием следующих анаболических надставок является образование рта и окологротовых щупалец. Ряд новых надставок приводит к возникновению Гребневиков и более сложных организмов.

Таким образом, по Северцову, онтогенез Metazoa возник на основе онтогенеза колоний Жгутиконосцев, а его дальнейшая эволюция (во всяком случае, на начальных этапах) совершалась главным образом путем анаболии. Но одновременно происходили и изменения в ходе развития, не приводящие к его удлинению, т. е. девиации и архаллаксисы. К числу последних Северцов относит, в частности, деление клеток на соматические и половые. Хотя он и предполагает переход к двуслойному состоянию путем нивагинации, т. е. в духе теории Гастрен, но общий ход его рассуждений вполне совместим с положениями теории Фагоцителлы.

Совсем иначе трактует проблему происхождения Metazoa и их онтогенеза Захваткин (1949). Он полагает, что предками Многоклеточных животных могли быть неколоннальные Простейшие, обладавшие сложным жизненным циклом. В таком цикле различается агамный период, представленный рядом поколений трофозонтов (по Захваткину, они были прикрепленными), размножающихся путем митозомии, при которой между делениями происходит питание и рост; затем следует прогамный период, во время которого происходит подготовка к половому процессу и формируются микро- и макрогаметы; слияние гамет и образование зиготы составляют содержание сингамного периода цикла, а во время следующего, метagamного, периода зигота претерпевает ряд палинтомических делений, в результате которых образуется большое количество расселительных зооспор. Характерный признак палинтомии состоит в том, что ей предшествует усиленный рост исходной клетки, а в промежутках между делениями клетки не питаются, не растут, остаются слабо дифференцированными и неподвижными; обычно они сохраняют связь друг с другом или лежат внутри общей оболочки. Только после завершения палинтомического процесса зооспоры приобретают жгутики, освобождаются и осуществляют свою расселительную функцию; затем они прикрепляются, начинают питаться и превращаются в трофозонты, т. е. снова начинается агамная фаза цикла.

По идее Захваткина, предками Metazoa были Жгутиконосцы с анимальным способом питания (*Protozooidina*), прикрепленные и обладавшие таким сложным жизненным циклом. Переход к многоклеточности произошел из-за того, что зооспоры, освободившись от оболочки, сохранили связь друг с другом и получилась синзооспора, похожая на бластулообразную личинку, свойственную многим низшим Metazoa. Моносоматические поколения трофозонтов тоже оказались связанными, что и привело к образованию многоклеточного организма, осуществляющего трофическую функцию. В недрах этого организма стали протекать процессы гаметогенеза, представляющие прогамную часть цикла. Таким путем сложный жизненный цикл *Protozoa* прямо превратился в не менее сложный онтогенез Metazoa.

Эта очень остроумная гипотеза (которую можно назвать гипотезой Синзооспоры) подкупает тем, что устанавливает поразительные параллели между стадиями жизненного цикла Простейших и индивидуальным развитием Многоклеточных животных. Но она не имеет под собой достаточно прочного фактического фундамента. Такие сложные жизненные циклы встречаются преимущественно у паразитических Простейших, которые не могли быть предками Metazoa, а у *Protozooidina* нет ни полового процесса, ни палинтомии. Поэтому очень вероятно, что половое размножение и палинтомический характер дробления яйца не были унаследованы Многоклеточными животными от их протозойных предков, а выработались уже после того, как колония Жгутиконосцев достигла такого высокого уровня организменной целостности, что превратилась в Многоклеточное животное типа Фагоцителлы (Иванова-Казас, Иванов, 1967; Иванов, 1968). Последующую эволюцию онтогенеза можно себе представить в духе идей Северцова как постепенное удлинение и усложнение, сопряженное с повышением уровня организации взрослых животных.

Основные направления эволюции онтогенеза Metazoa

Главное назначение размножения состоит в поддержании численности вида на определенном уровне, несмотря на постоянную гибель части особей, обусловленную различными внешними причинами. Размножение осуществляется половым и бесполом путем. При половом размножении существуют различные „репродуктивные стратегии“. Под этим термином подразумевается совокупность связанных с размножением адаптаций. В характеристику репродуктивной стратегии каждого вида входят такие признаки, как размеры и количество откладываемых яиц (а следовательно, и особенности онтогенеза), возраст наступления половой зрелости, однократный или многократный нерест, наличие пелагической личинки или прямое развитие, различные формы заботы о потомстве и т. д. Между этими признаками существуют коррелятивные связи. Соответственно различаются две основные стратегии размножения. В первом случае во внешнюю среду выметывается большое количество мелких, бедных желтком яиц, из которых вылупляются и переходят к самостоятельному существованию личинки, находящиеся на ранних стадиях морфогенеза. Планктонные личинки многих морских животных выполняют также расселительную функцию. Продолжая прогрессивное развитие в сторону дефинитивной организации, эти личинки вынуждены одновременно приспосабливаться к конкретным условиям своего существования и развивать различные провизорные органы. Поэтому переход от личинки к взрослой стадии сопровождается более или менее глубоким метаморфозом. При таком типе развития огромное количество личинок становится жертвами хищников или гибнет из-за разных неблагоприятных факторов среды, но оставшихся в живых оказывается достаточно для сохранения вида.

Вторая стратегия состоит в том, что животное производит немного крупных, богатых желтком яиц, которые иногда к тому же вынашиваются в теле матери или

в специальных инкубационных сумках. Из таких яиц выходит более продвинутая по пути морфологического развития лецитотрофная личинка или ювенильная форма, которая уже обладает основными чертами плана строения взрослого животного, так что постэмбриональное развитие не сопровождается метаморфозом; смертность на незрелых стадиях незначительна, и в конечном итоге взрослого состояния достигает достаточное число особей.

Между этими стратегиями существуют и различные промежуточные варианты. По мнению Касьянова (1981), высокая яйцепродукция и многократное размножение связаны с большими энергетическими затратами и возможны лишь у довольно крупных животных с продолжительной жизнью. В случае же откладки немногочисленных яиц, из которых вылупляются недолго плавающие лецитотрофные личинки, или при выплывании молодых эффективность энергетических затрат увеличивается, хотя резко снижается расселительное значение личиночной стадии. Каждая из этих стратегий оправдывает себя в определенных экологических условиях.

Разные стратегии размножения вырабатываются как адаптация к разным условиям существования (см.: Gould, 1977), но все же существуют определенные эволюционные тенденции. Как показал Егерстен (Jägersten, 1972), развитие с пелагической личинкой (т. е. стратегии 1-го типа) широко распространено у низших Metazoa и с эволюционной точки зрения первично. Но в процессе эволюции наблюдается тенденция к увеличению количества желтка, развитию различных форм заботы о потомстве, сокращению пелагического периода и полному выпадению личиночной стадии.

Эволюционный процесс накопления в яйцах желтка приводит к тому, что вылупление из яйца происходит на все более поздней стадии морфогенеза и те стадии, которые раньше были постэмбриональными, становятся эмбриональными. Этот процесс получил название эмбрионализации (Шмальгаузен, 1938, 1969), или эмбрионизации (Захваткин, 1949, 1953), и имеет большое эволюционное значение. Как пишет Шмальгаузен (1969, с. 355), благодаря эмбрионализации „зародыш приобретает большую пластичность, так как малодифференцированные его ткани наиболее лабильны и вместе с тем наиболее способны к регуляторным процессам. Последнее свойство особенно обеспечивает сохранение нормального строения при случайных нарушениях обычных условий развития. Такое обеспечение достигается существованием сложной системы взаимозависимостей регуляторного характера”.

Следует заметить также, что большая защищенность зародышей от неблагоприятных внешних воздействий облегчает приспособление животных к новым условиям и заселение ими новых биотопов. По всей вероятности, именно эмбрионизация пелагической личинки (велигера) сделала возможным переход многих Брюхоногих моллюсков к жизни в пресных водах и на суше.

Выработка стратегии размножения 2-го типа и прогрессирующая эмбрионизация происходят в разных группах животных независимо. У метагенетических Hydrozoa, например, многочисленные половые клетки развиваются в теле свободноплавающих медуз и выметываются прямо в морскую воду. А так как у них нет яйцевых оболочек, то и эмбрионального периода развития, строго говоря, у них тоже нет. Но у многих Гидроидов происходит подавление медузоидного поколения, которое приобретает вид недоразвитых прикрепленных гонофоров. Параллельно изменяется и биология размножения — в каждом гонофоре развиваются всего лишь 2–3 яйца, которые содержат больше желтка, и начальные стадии развития протекают внутри гонофора, так что появляется и эмбриональный период развития. К самостоятельной жизни у этих видов переходят личинки типа паренхимулы или планулы (т. е. уже прошедшие гастрюляцию), а иногда даже еще более сложная, снабженная щупальцами, актинула. Интересно, что даже виды одного рода могут в этом отношении различаться. Как сообщает Наумов (1960), у *Obelia geniculata* и *O. longissima* имеются

свободноплавающие медузы с соответствующим типом развития, а у *O. loveni*, *O. flexuosa* и *O. ciliata* — гонофоры.

У разных видов Полихет из яйцевых оболочек может выходить еще очень простая гастрюлоподобная личинка, настоящая трохофора, метатрохофора или даже молодой червячок, состоящий из многих сегментов, а у более специализированных Олигохет и Пиявок представлен только этот последний вариант развития.

У высших представителей животного царства — у Cephalopoda среди Моллюсков, у Членистоногих и Хордовых первичные ресничные личинки уже отсутствуют и постэмбриональное развитие начинается с ювенильной формы (хотя у Членистоногих еще имеются личинки с неполным количеством сегментов, соответствующие метатрохофоре).

Гораздо более редкое явление представляет собой обратный процесс, названный Захваткиным дезэмбрионизацией, — вторичное обеднение яиц желтком, из-за которого происходит преждевременное вылупление из яйца. Именно такими причинами объясняет Ежиков (1929, 1939) возникновение полного превращения у Насекомых. Однако бесспорные примеры дезэмбрионизации известны только у паразитических Перепончатокрылых (Наездников).

Следует заметить, что уменьшение количества содержащегося в яйцах желтка далеко не всегда приводит к дезэмбрионизации. Часто отсутствие желтка компенсируется питательными материалами, лежащими вне яйца. Так, у *Turbellaria Neorhoa* в яйцевых капсулах помимо одного или нескольких яиц содержится множество желточных клеток, которые разрушаются и создают питательную среду для зародышей; у наземных Олигохет, Челюстных пиявок и некоторых Брюхоногих моллюсков зародыши развиваются в питательной жидкости; в случае истинного живорождения зародыши получают питание от матери.

Как справедливо подчеркивает Шмальгаузен, в процессе эволюции онтогенеза происходят не только изменения адаптивного характера, но и усовершенствование внутренних факторов индивидуального развития, его рационализация. К этой категории эволюционных изменений относятся автономизация развития, возникновение уже упомянутых регуляторных механизмов, постепенное снижение значения внешних факторов, которые первоначально играли роль пускового механизма по отношению к некоторым морфологическим процессам.

Рационализация развития состоит в том, что оно приобретает более короткий и экономный характер, из него элиминируются процессы и целые стадии, утратившие свою необходимость. Так, эволюционный процесс эмбрионизации начинается с того, что стадия личинки (например, велигер Моллюсков) формируется со всеми характерными признаками, но протекает внутри яйцевых оболочек, где происходит и метаморфоз, но потом ставшие бесполезными личиночные органы исчезают, метаморфоз, представляющий собой как бы зигзаг на пути морфогенеза, выпадает из развития, которое становится прямым. Примером рационализации развития может служить также замена гастрюляции, протекающей по типу иммиграции, инвагинацией (см. ниже).

Одним из проявлений рационализации развития является тенденция к все более раннему появлению признаков, характерных для более поздних стадий развития. Влияние поздних стадий развития на более ранние отметил еще Павлов (1937, 1945), который создал учение об установке развития на личинку или на взрослую форму. Эта тенденция приводит к выработке детерминированного типа дробления, а в некоторых случаях и к возникновению подчас довольно сложной „предварительной структуры яйца” (например, у Асцидий, — см. ниже). Егерстен (Jägersten, 1972) отметил, что признаки взрослых животных в про-

цессе эволюции сдвигаются на личиночные стадии (так, например, велигер совмещает признаки трохофоры и взрослого моллюска), и назвал это явление адуль-тацией.

Все это показывает, что онтогенез есть интегральный процесс, в котором все стадии взаимосвязаны, а в его эволюции происходят не только изменения, имеющие непосредственное адаптивное значение (как накопление желтка, возникновение различных провизорных органов и т. д.), но и такие изменения, которые совершенствуют и делают рациональнее сам процесс развития.

Глава II

ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Общая характеристика полового размножения у Metazoa

Как уже упоминалось, половой процесс уже имеется у многих Простейших, но он не связан у них с размножением; лишь у некоторых колониальных форм он становится отправной точкой для формирования новой колонии и приобретает смысл размножения. У Простейших наряду с изогамией, при которой гаметы мало отличаются друг от друга, встречается анизогамия, т. е. диморфизм гамет, в основе которого лежит различное участие в процессе их сближения — микрогаметы более подвижны и активны, а макрогаметы остаются пассивными, но зато накапливают запасные питательные вещества. Изогамия представляет более примитивную форму полового процесса, а анизогамия является уже продуктом его эволюционного усовершенствования.

Остается невыясненным, унаследовали ли Многоклеточные животные половое размножение от своих протозойных предков или оно выработалось у них самих, но изогамия у Metazoa не встречается, а диморфизм гамет выражен очень резко; яйца (макрогаметы) и сперматозоиды (микрогаметы) являются высокодифференцированными клетками.

Структура половых клеток и развитие зародыша зависят от биологии размножения. Примитивными следует считать такие отношения, когда половые клетки выметываются прямо во внешнюю среду, где и происходит осеменение. Но наружное осеменение возможно только у водных животных и сопряжено с большими потерями. Поэтому у многих животных выработалось внутреннее осеменение, при котором сперма вводится в тело самок с помощью сперматофоров или копулятивных органов; в этом случае оплодотворение более гарантировано. Промежуточную форму представляет откладка яиц и их осеменение в специальных коконах или инкубационных сумках; там же происходит развитие зародышей, которые оказываются более защищенными от неблагоприятных внешних условий. При внутреннем осеменении создаются условия для возникновения яйцеживорождения — простого вынашивания яиц в теле матери — и истинного живорождения, при котором зародыш получает от матери также дополнительное питание.

Индивидуальное развитие Metazoa начинается с момента оплодотворения, когда складывается генотип нового индивида, а процессы гаметогенеза составляют его предысторию.

Происхождение и развитие половых клеток

Сведения, касающиеся происхождения первичных половых клеток в онтогенезе, образуют довольно пеструю картину (см.: Светлов, 1968; Айзенштадт, 1984). У Губок половые клетки чаще всего образуются из хоаноцитов, реже — из амёбоидных клеток мезоглеи (археоцитов), но это различие не имеет большого значения, так как дифференциация клеток у этих животных имеет в высшей степени лабильный характер. У *Hydrozoa* половые клетки происходят от интерстициальных, которые являются плюрипотентными элементами и дают начало всем клеточным формам, кроме эпителиально-мускульной. Сами интерстициальные клетки появляются после гастрюляции в энтодерме. Источником образования половых клеток у Плоских червей считаются необласты — свободные клетки ларенхимы, обладающие широкими потенциями, которым приписывают также важную роль в различных восстановительных процессах. Но происхождение самих необластов спорно: по одним данным, это оставшиеся недифференцированными прямые потомки бластомеров, а по другим — продукт дифференциации клеток взрослого животного.

У Кольчатых червей первичные половые клетки (гоноциты) обычно считаются производными целомического эпителия или необластов. Но у некоторых Полихет (*Serpulidae*, *Cirratulidae*) предполагается их более раннее обособление. По мнению Потсвальда (Potswald, 1972), клетки, происходящие от мезобласта 4d и описанные ранее под названием энтеробластов, являются на самом деле половым зачатком. Однако это предположение остается недоказанным.

У большинства Нематод половой зачаток обособляется на стадии 16 или 32 бластомеров; у Аскариды благодаря своеобразному явлению диминуции хроматина удается проследить клеточную линию, приводящую к половому зачатку („зародышевый путь“), начиная со стадии 2 бластомеров. Однако в этом нет ничего удивительного, так как дробление яйца имеет у большинства Нематод ярко выраженный детерминированный характер, и другие зачатки обособляются также очень рано.

У некоторых животных в цитоплазме яйца имеются включения (так называемые эктосомы у Циклопа и „особое тело“ у *Sagitta*), которые после ряда клеточных делений попадают в клетки полового зачатка и потому играют роль маркеров „половой линии“. Сходные отношения представлены и у Насекомых с полным превращением (*Holometabola*) — у них в цитоплазме заднего конца яйца имеется базофильная зернистость или одно более компактное тельце (оосома), которое позднее распадается на зернышки. Клетки, в которые попадают эти зернышки в процессе формирования бластодермы, становятся половым зачатком. Особенно рано обособляется половой зачаток у Двукрылого *Miasor* (на стадии 8 ядер дробления, — Kahle, 1908) и у паразитического Перепончатокрылого *Prestwichia* (на стадии 16 ядер, — Иванова-Казас, 1961). Многочисленными экспериментами установлено, что механическое разрушение заднего конца яйца или умерщвление его ультрафиолетовым облучением и другими методами приводит к развитию стерильных насекомых, у которых имеются „соматические“ части половых желез, но отсутствуют половые клетки (см.: Иванова-Казас, 1981a).

С другой стороны, у большинства Насекомых с неполным превращением (*Hemimetabola*) половой зачаток появляется довольно поздно. У Клопа *Pyrhocoris*, например, он становится различимым на стадии сегментированной зародышевой полоски в форме семи парных групп крупных клеток, лежащих в мезодерме брюшных сегментов (Seidel, 1924).

У низших Хордовых — Ланцетника и Асцидий (несмотря на детерминированное дробление у последних) первичные половые клетки обособляются довольно поздно и имеют предположительно мезодермальное происхождение.

Долгое время считалось, что у Рыб половые клетки выделяются из герминативного эпителия (входящей в состав половой железы части целоэпия), но теперь появляются данные, свидетельствующие об их более раннем происхождении — в коше гастрюляции из первичной энтомеэодермы (см.: Айзенштадт, 1984).

У Амфибий наблюдаются отношения, сходные с таковыми у Насекомых: у Хвостатых (*Urodela*) гоноциты происходят из боковых пластинок мезодермы (Нивков, 1968), а у Бесхвостых (*Anura*) еще до начала дробления на вегетативном полюсе яйца под клеточной мембраной различаются мелкие островки „половой цитоплазмы“, которая интенсивно окрашивается некоторыми красителями и обнаруживается при импрегнации серебром. На 8-клеточной стадии дробления эта плазма оказывается в четырех вегетативных макромерах. В процессе последующего дробления „половую плазму“ получают лишь некоторые бластомеры. Процесс обособления полового зачатка завершается до начала гастрюляции (Бунур, 1968). Создается впечатление, что у Насекомых и Амфибий раннее обособление полового зачатка характеризует более высокую степень эволюции.

У Рептилий гоноциты обнаруживаются во внезародышевой энтодерме на границе *area opaca* и *area pellucida* на стадии образования первых сомитов. Они отличаются от окружающих клеток более крупными размерами и большим содержанием желтка. У Ящериц они окружают весь зародыш, у *Rhynchocerphalia* они скапливаются в форме двух „половых полумесяцев“ спереди и сзади зародыша, а у Черепах лежат только сзади. Затем гоноциты мигрируют в зачаток половой железы (Пастельс, 1968).

Первичные половые клетки Птиц легко идентифицируются с помощью гистохимических методик благодаря большому содержанию в них щелочной фосфатазы. Они обнаруживаются во внезародышевой бластодерме и образуют передний „половой полумесяц“. После образования 11 пар сомитов начинается миграция гоноцитов, которые сначала попадают в кровяное русло, а через сутки оказываются в целомическом эпителии в промежутке между 20-й и 28-й парой сомитов, где происходит формирование гонад (Симон, 1968).

Гоноциты Млекопитающих и Человека характеризуются так же, как у Птиц, высокой активностью щелочной фосфатазы. Они становятся различимыми у 8-дневных зародышей Мыши (т. е. непосредственно перед образованием первых сомитов) в каудальной части зародышевой полоски и в зачатке аллантоиса. Возникло предположение, что клетки-предшественницы первичных половых, еще не отличающиеся большим содержанием щелочной фосфатазы, обособляются гораздо раньше. Действительно, если у 7-дневного зародыша удалить определенную часть эпибласта, то первичные половые клетки у него не образуются. Очевидно, на 7-й день развития линия половых клеток уже обособлена, и она „проходит“ через вышеуказанную область эпибласта, а другие его части производят половые клетки уже не способны. В то же время установлено, что на ранних стадиях дробления бластомеры еще тотипотентны (Дыбан, 1988).

Таким образом, имеются достаточно веские основания считать, что так называемый герминативный эпителий Позвоночных не является источником образования половых клеток, а заселяется ими вторично.

Попытки более широко обобщить и теоретически осмыслить изложенные выше материалы породили несколько гипотез (см.: Айзенштадт, 1984). Старое представление о возможности развития половых клеток из недифференцированных соматических явно не может быть распространено на большинство Позвоночных животных и на тех Беспозвоночных, у которых наблюдается раннее обособление полового зачатка. Но и противоположная точка зрения, — что у всех животных на самых ранних стадиях дробления происходит обособление „линии половых клеток“, которые просто не всегда хорошо различаются, — тоже остается недоказанной. Более осторожную позицию занимают те авторы, которые полагают, что в теле Многоклеточных

животных содержится некоторое количество слабодифференцированных плюрипотентных клеток, способных превращаться в гонциты. Но нужно ли стремиться все многообразие наблюдаемых явлений втиснуть в прокрустово ложе одной какой-то схемы? Такой подход мне кажется антиэволюционным. По всей вероятности, примитивные отношения представлены у тех животных, тканевая дифференциация которых сохраняет лабильный характер, так что почти каждая соматическая клетка может превратиться в половую. А раннее обособление полового зачатка, хотя оно иногда наблюдается у сравнительно низкоорганизованных животных (как Нематоды), является уже признаком специализации развития, проявлением отмеченной выше общей тенденции к смещению признаков взрослых животных на более ранние стадии и может рассматриваться как пример гетерохронии.

Формирование и строение половых клеток подробно рассматриваются в руководствах по генетике и цитологии, мы же ограничимся изложением самой общей схемы гаметогенеза и тех подробностей, которые имеют прямое отношение к последующему развитию.

Процесс гаметогенеза разделяется на периоды размножения, роста и созревания. В первом периоде исходные клеточные элементы (оогонии и сперматогонии) претерпевают ряд митотических делений, после чего вступают в период роста и получают название ооцитов и сперматоцитов I порядка. В конце периода роста (который бывает особенно продолжительным у ооцитов) происходит репликация ДНК и удвоение хромосом. Затем половые клетки вступают в период созревания и претерпевают два деления мейоза, проходя соответственно сначала стадию ооцита и сперматоцита II порядка, а затем стадию яйца и сперматиды с гаплоидным числом хромосом. Превращение сперматиды в сперматозоид (спермиогенез) сопряжено со значительными структурными изменениями. В ооцитах большинства животных мейоз блокируется на стадии 1-го или 2-го деления и завершается только после проникновения в них сперматозоида (исключение составляют некоторые Кишечнополостные и Иглокожие). Деления созревания имеют у ооцитов резко неравномерный характер, так что в результате получается одно яйцо и три маленьких абортивных клетки — редуccionные тельца.

Другие особенности оогенеза, определяющие характерные черты организации яйца, будут рассмотрены ниже.

Строение сперматозоидов

У разных животных сперматозоиды имеют различное строение. В типичном случае сперматозоид состоит из головки, промежуточного отдела и хвостика (жгутика). Головка имеет шаровидную или овальную форму и содержит уплотненное ядро, одетое тонким слоем цитоплазмы. В передней части головки располагается акросома, строение которой бывает различным и иногда довольно сложным. Наиболее постоянной ее частью является пузырек, содержащий гидролитические ферменты. Акросома играет важную роль в процессе оплодотворения — при соприкосновении с яйцом происходит так называемая акросомная реакция — пузырек лопается, его содержимое освобождается и способствует растворению яйцевой оболочки.

В промежуточном отделе располагается несколько (4–5) шаровидных митохондрий и две центриолы, одна из которых является базальным тельцем жгутика. Последний содержит типичный набор микротрубочек (9 пар + 2). Примитивные спермии очень бедны цитоплазмой (значительная ее часть просто отбрасывается во время спермиогенеза) и совсем лишены рибосом, эндоплазматической сети и аппарата Гольджи. Францен (Franzén, 1969, 1977), посвятивший изучению сперматозоидов с эволюционной точки зрения ряд исследований, считает такие сперматозоиды

примитивными, так как они встречаются почти во всех типах и классах животных, но только у тех индов, которые сохранили примитивное наружное осеменение, при котором сперматозоиды должны проявлять значительную двигательную активность. В случае внутреннего осеменения возникают различные, иногда очень значительные отклонения от этого типа. Главным выводом Францена состоит в том, что морфология сперматозоидов зависит не от систематического или филогенетического положения животного, а от условий, в которых протекает процесс осеменения.

Следует все же заметить, что примитивность „примитивных“ сперматозоидов Францена относительна, так как их организация (по сравнению с таковой микрогамет Жгутиконосцев) подверглась сильной модификации (Дроздов, 1984). К числу интересных вторично приобретенных черт сперматозоидов относится и смена физиологической полярности — в то время как при плавании Жгутиконосцев жгутик направлен вперед, у сперматозоидов он находится сзади.

Хотя сведения о развитии и строении сперматозоидов представляют большой интерес для цитологов, нам углубляться в эту тему нет надобности, так как структура сперматозоидов не оказывает влияния на ход эмбрионального развития.

Организация яиц

Гораздо большее значение для эмбриогенеза имеет организация яиц, так как важная морфогенетическая информация содержится не только в их ядре, но и в цитоплазме. Существует мнение, что „...гены определяют только видовые признаки в рамках общего плана строения, тогда как группоспецифические признаки (т. е. основные особенности этого плана, от которых зависит, что разовьется из данного яйца — бесхвостая амфибия или костистая рыба) обуславливаются факторами, локализованными в цитоплазме или в кортикальном слое оплодотворенного яйца“ (Равен, 1964, с. 238). Действительно, яйца многих животных обладают довольно сложной „предварительной структурой“ (т. е. определенным пространственным распределением различных органелл и включений). Однако главную роль играют визуально неразличимые информационные макромолекулы (детерминанты). Эта „предварительная структура“ (проморфология) яйца складывается во время оогенеза под влиянием окружающих растущий ооцит тканей яичника. Во время делений созревания и оплодотворения часто происходит перераспределение и рассортировка цитоплазматических компонентов (ооплазматическая сегрегация), а окончательно завершаются эти процессы уже во время дробления, что приводит к возникновению качественных различий между бластомерами. Согласно современным представлениям, эти различия обуславливают дифференциальную активность генов, которая лежит в основе клеточной дифференцировки. А так как важнейшие элементы цитоархитектоники яйца закладываются еще в яичнике под воздействием структур, контролируемых генотипом матери, цитоплазма яйца служит дополнительным (неядерным) каналом передачи наследственной информации. При этом важную роль играет также цитоскелет, состоящий из сократимых микротрубочек и микрофиламентов, который связывает различные внутриклеточные структуры и способствует сохранению пространственной организации яйца и бластомеров, ее непрерывности в онтогенезе и эволюции (Преснов, Исаева, 1985; Исаева, 1994).

Хотя существование строго определенных отношений между проморфологией яйца и планом строения зародыша и взрослого животного известно уже давно, цитологические механизмы получения и передачи морфогенетической информации стали выясняться лишь в последние десятилетия (современное состояние этой проблемы отражено в сводке Исаевой и Преснова (1990) и Исаевой (1994)).

Размеры яиц варьируют в широких пределах. Самые маленькие яйца найдены у паразитического Гидроидного полипа *Polypodium hydriforme* — они имеют только 4–6 мкм в диаметре (Райкова, 1987). Мелкие яйца (30–50 мкм) производят также некоторые живородящие Насекомые — Тля *Macrosiphum*, Щитовки *Stictococcus* и *Aspidiotus* (Uchanso, 1924; Buchner, 1954, 1957). Но, как правило, яйца отличаются крупными размерами, что является следствием интенсивного роста ооцитов, накопления в них большого количества запасных питательных веществ и неравномерности делений созревания (примером такого рода может служить яйцевая клетка Курицы, называемая в просторечьи „желтком“).

Форма яиц чаще всего приближается к сферической, реже встречаются удлиненные или дискообразно сплюснутые яйца. У Кальмара *Loligo peali* (Watake, 1891), Веслоногого рака *Lernaea branchialis* (Педашенко, 1898) и многих Насекомых яйца имеют билатерально-симметричную форму, и в них с самого начала можно различить передний и задний концы, брюшную и спинную стороны.

Желток и условия его образования

Характерной особенностью яиц является содержание в них значительного количества запасных питательных веществ, обозначаемых собирательным названием желтка. Впрочем, иногда желтком называют только включения преимущественно белковой природы, которые имеют довольно сложную структуру, одеты собственной мембраной и характерны только для яйцевых клеток. Обычно гранулы желтка содержат помимо белков полисахариды, ДНК и гидролитические ферменты, которые до начала эмбрионального развития находятся в неактивном состоянии. В цитоплазме яйца помимо „белкового“ желтка содержатся также жиры и углеводы. У многих Костистых рыб в яйцах находится одна или несколько крупных жировых капель, которые служат не только для питания зародыша, но и как поплавки. Ниже я буду пользоваться термином „желток“ в его первоначальном, более широком смысле.

Помимо желтка в ооцитах накапливается большое количество рибосом, митохондриальной и транспортной РНК. Кроме того, в яйцах некоторых животных содержатся различные включения, имеющие более специальное морфогенетическое значение. Так, в яйцах Губки *Sycon* содержится плотное тельце, которое во время деления сначала разделяется на четыре части и попадает в первые 4 бластомера; позднее его дериваты больше не делятся и, пройдя через ряд клеточных поколений, попадают в 4 клетки, которые предположительно являются личиночными органами какого-то чувства. А в яйцах Циклопа и многих Насекомых содержатся включения, которым приписывают роль полового детерминанта.

Поскольку строение яиц, и в частности содержание в них желтка и других включений, в значительной степени определяют течение многих морфогенетических процессов при эмбриональном развитии, а иногда даже и характер постэмбрионального развития (это один из важных параметров стратегии размножения), изучению процессов оогенеза уделяется очень большое внимание (см.: Равен, 1964; Айзенштадт, 1984).

У разных животных оогенез протекает в разных условиях. Коршельтом и Гейдером (Korschelt, Heider, 1902, 1909, 1936) опубликованы ставшие классическими сводки, в которых обобщаются и классифицируются накопившиеся к началу нашего столетия эмбриологические данные. Они различают три типа оогенеза: солитарный, фолликулярный и нутриментарный. Эта классификация была подтверждена новыми исследованиями, которые показали, что при солитарном оогенезе ооцит получает

все необходимые для его роста и синтеза желтка материалы из окружающей среды без участия каких-либо вспомогательных клеточных элементов. Это свойственно многим Губкам, Книдариям, Бескишечным турбелляриям, большинству Моллюсков и Иглокожих и некоторым целомическим Червям (*Phascolosoma*, *Terebratulina*, *Platynereis* и др.). При солитарном оогенезе низкомолекулярные вещества просто диффундируют через оболочку ооцита, а высокомолекулярные воспринимаются путем пиноцитоза. Кроме того, ранние ооциты многих Губок и Гидроидных полипов обладают амебной подвижностью и способны активно захватывать и фагоцитировать другие клетки. Солитарный оогенез характеризуется эндогенным синтезом белкового компонента желточных гранул, который протекает в эндоплазматической сети ооцита, а формирование самих желточных гранул происходит при участии аппарата Гольджи.

При фолликулярном оогенезе за счет соматических клеток вокруг ооцита образуется фолликулярный эпителий. Этот эпителий выполняет функцию проведения в ооцит предшественника желточного белка (вителлогенина), который синтезируется в различных частях тела материнского организма (в печени Позвоночных, в жировом теле Насекомых); в этом случае синтез желточных белков имеет экзогенный характер. Наиболее распространенным типом оогенеза у Metazoa является именно фолликулярный.

Меньшим распространением отличается нутриментарный оогенез, который встречается у Гребневилов (Dunlap Rapa, 1974), некоторых Кольчатых червей (Anderson, Huebner, 1968) и насекомых. В типичном случае за счет деления одного оогония образуется группа клеток, которые остаются связанными друг с другом цитоплазматическими мостиками. Только одна из этих клеток становится ооцитом, а остальные превращаются в питающие клетки — трофоциты. По цитоплазматическим мостикам из трофоцитов в ооцит поступает главным образом РНК.

Классические примеры фолликулярного и нутриментарного оогенеза дают Насекомые. Яичники Насекомых имеют форму двух пучков яйцевых трубочек (овариол), подразделенных перегородками на ряд фолликулов (рис. 1). В концевых отделах овариол (гермариях) располагаются оогонии и ооциты на самых ранних стадиях роста, затем ооциты переходят в основной отдел овариолы (вителлярий), где происходит вителлогенез. Различаются яйцевые трубочки трех типов: 1) паноистические, в которых ооциты окружены со всех сторон фолликулярным эпителием и оогенез идет по фолликулярному типу, 2) политрофические, которые характеризуются тем, что в каждом фолликуле присутствует также группа трофоцитов, и 3) телотрофические, отличающиеся тем, что трофоциты лежат в гермарию и связаны с растущими ооцитами очень длинными цитоплазматическими тяжами. Паноистические яичники распространены у Hemimetabola, политрофические — у Holometabola, а телотрофические встречаются у представителей обеих этих групп.

По количеству содержащегося в них желтка яйца делятся на алецитальные (почти лишенные желтка), олиголецитальные, или микролецитальные (с небольшим количеством желтка), и полилецитальные, или макролецитальные (богатые желтком). Поскольку на характер эмбрионального развития большое влияние оказывает также распределение желтка, Коршельт и Гейдер различают, кроме того, изолецитальные, центролецитальные и телолецитальные яйца. В яйцах изолецитального типа содержится немного желтка, который распределяется равномерно. Центролецитальные яйца богаты желтком и характеризуются концентрическим расположением различных компонентов: примерно в середине яйца лежит ядро, окруженное небольшим участком свободной от желтка цитоплазмы (центроплазмой), дальше следует толстый слой желтка, а на поверхности яйца находится более тонкий слой чистой цитоплазмы — пери-

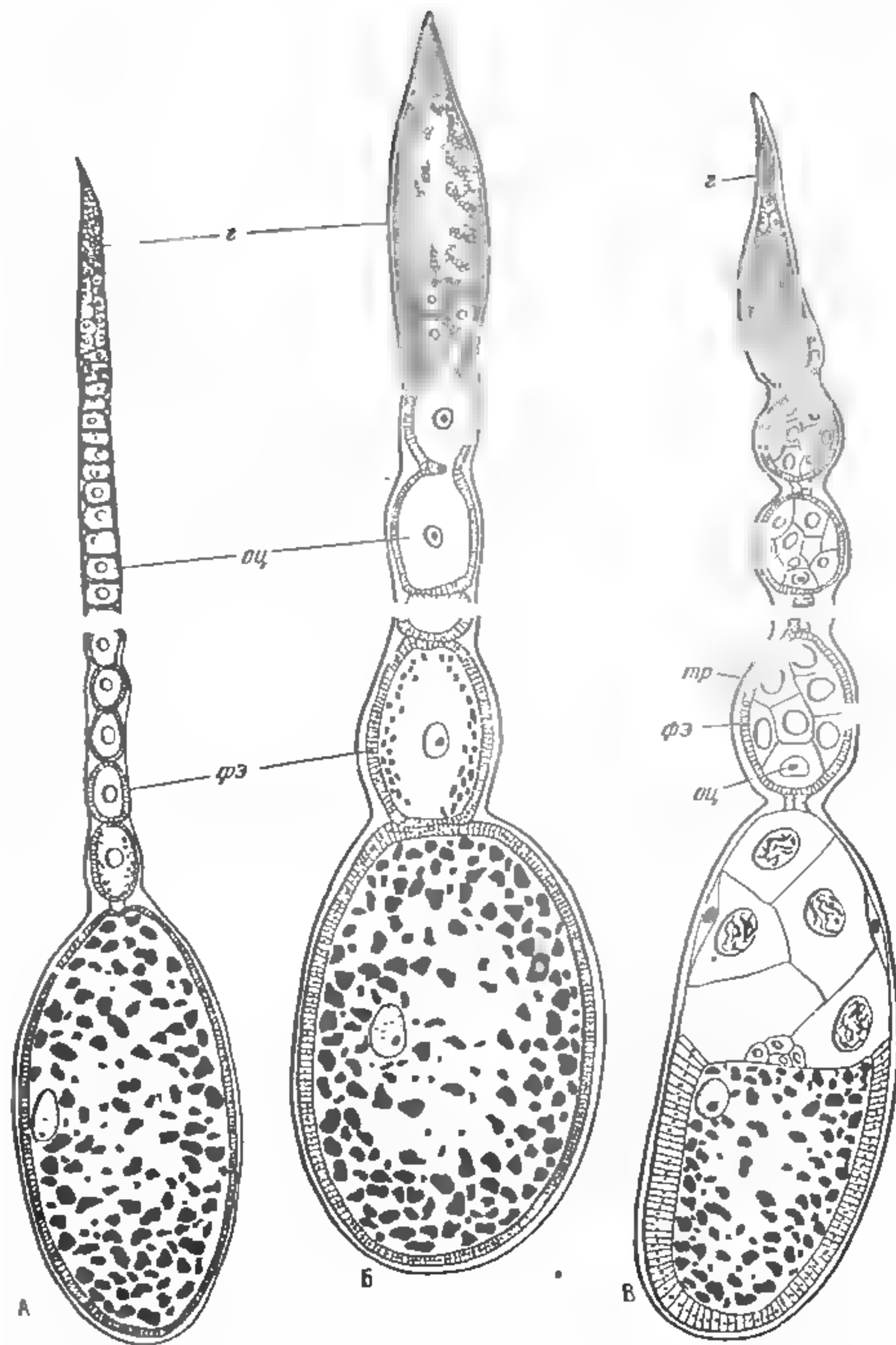


Рис. 1. Три типа яйцевых трубочек Насекомых (по: Mahowald, 1972).

А — паноистический, Б — телотрофический, В — политрофический типы. г — гермарий, оц — ооцит, тр — трофобласт, фэ — фолликулярный эпителий.

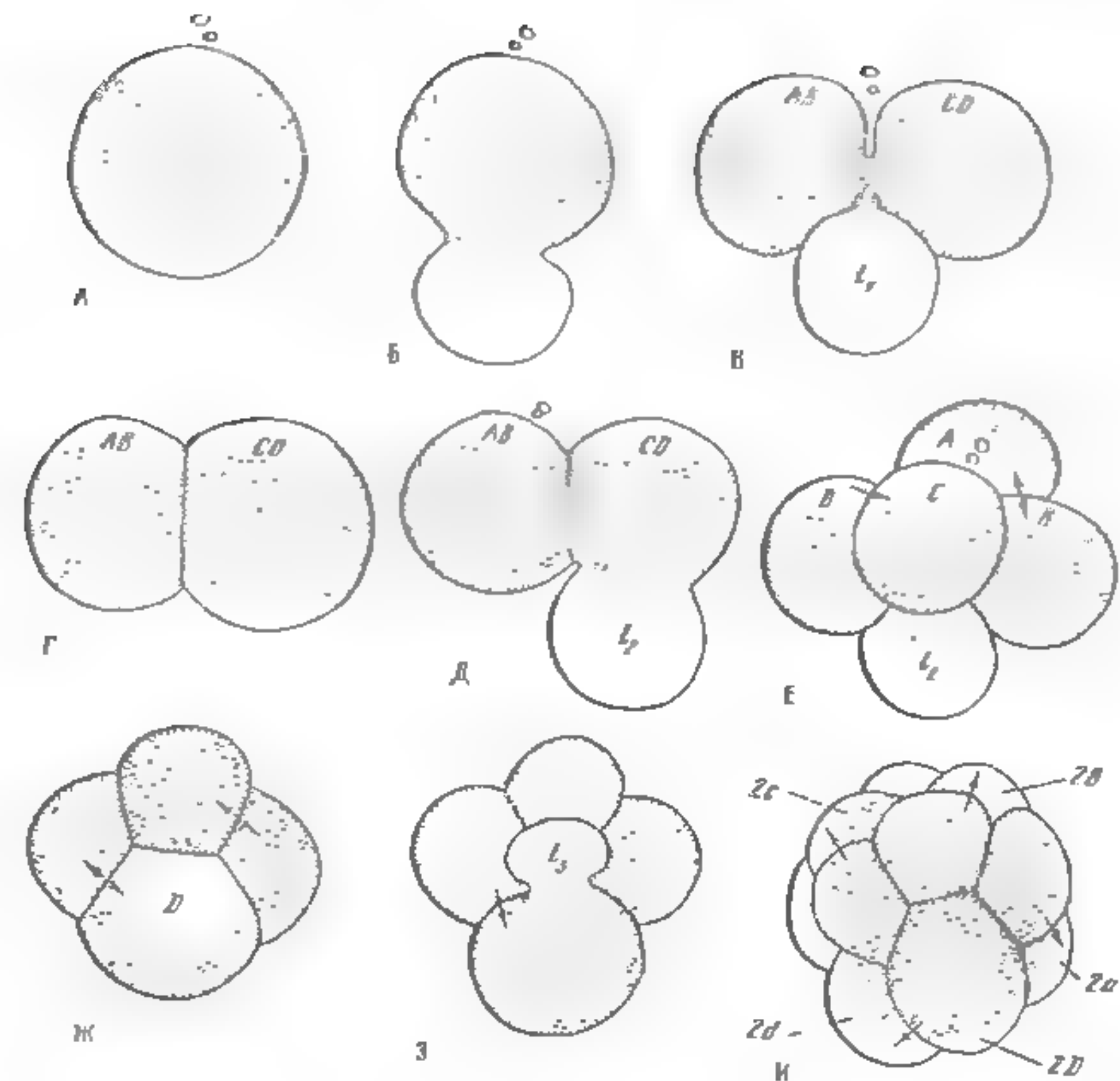


Рис. 2. Дробление яйца *Dentalium* (по: Wilson, 1940).

А — яйцо до начала дробления; Б — подготовка к 1-му делению; В — стадия трилистника; Г — стадия 2 бластомеров; Д, Е — 2-е деление; Ж — стадия 4 бластомеров; З — подготовка к 3-му делению; И — стадия 8 бластомеров. I_1 , I_2 и I_3 — полярная лопасть при 1, 2 и 3-м делениях. Остальные обозначения в тексте.

плазма. Между центроплазмой и периплазмой имеется тонкая сеть цитоплазматических перемычек — ретикулоплазма, в петлях которой лежат гранулы желтка. Телолецитальные яйца характеризуются ясно выраженной полярностью, причем желток концентрируется у одного из полюсов (вегетативного), а цитоплазма у другого (анимального).

Эта классификация имеет, естественно, лишь приближенный характер и не исчерпывает всего многообразия фактов. Даже в пределах телолецитального типа можно наблюдать различные модификации. Так, например, в яйцах *Dentalium* (а также у некоторых других Моллюсков и Кольчатых червей), которые относят к телолецитальному типу, у вегетативного полюса содержится скопление свободной от желтка цитоплазмы (рис. 2); эта „полярная плазма” в процессе дробления попадает в строго определенные бластомеры и играет важную роль в развитии (Wilson, 1940).

Когда желтка особенно много (например, у Костистых рыб), он составляет основную массу яйца, а цитоплазма образует лишь тонкий периферический слой, который ихтиологи называют довольно громоздким и не вполне логичным термином „желточный цитоплазматический слой” (yolk cytoplasmic layer, — см.: Доронин и др., 1989). Однако в данном случае вполне применимо краткое и более точное название „пери-

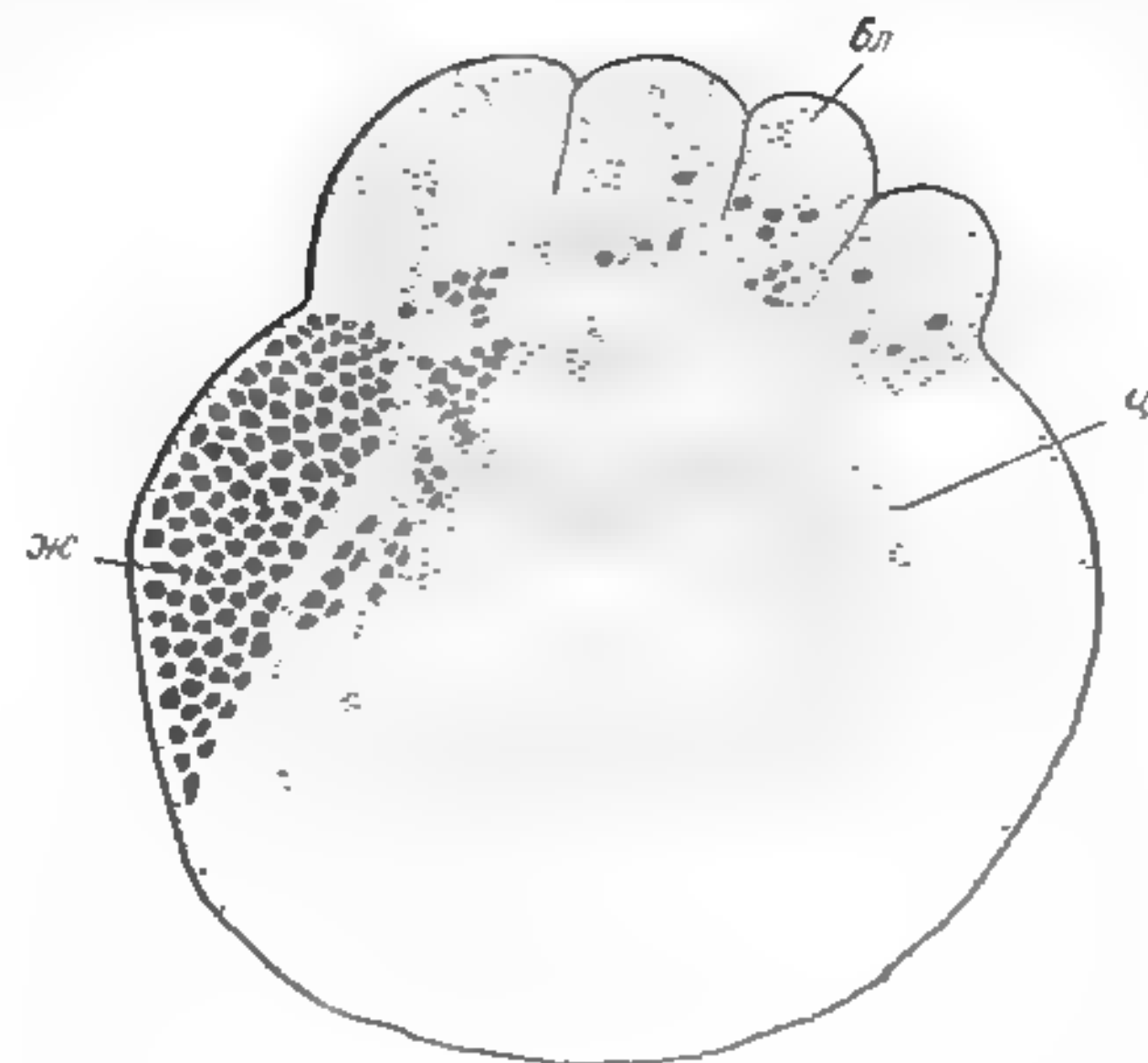


Рис. 3. Яйцо Вьюна в начале дробления (по: Светлов и др., 1962).

бл — бластомеры, ж — желток, ц — цитоплазматические тяжи.

плазма". Но периплазма теллецитальных яиц отличается от таковой в яйцах центролецитального типа тем, что образует на анимальном полюсе утолщение — бластодиск, в котором располагается ядро. У Вьюна (*Misgurnus fossilis*) от бластодиска в толщу яйца отходят разветвленные и анастомозирующие цитоплазматические тяжи, между которыми располагаются гранулы желтка (рис. 3; Светлов и др., 1962). В других случаях (например, у *Fundulus heteroclitus*, — Lentz, Trinkaus, 1967; Long, 1984) желток имеет форму гигантской вакуоли, ограниченной собственной мембраной. Вакуоль заполняет полужидкое вещество белковой природы, в которое вкраплены одна или несколько капель жира.

Сложное строение имеет яйцо („желток“) Курицы. На анимальном полюсе находится содержащий ядро цитоплазматический диск, остальную массу яйца составляет желток. Последний состоит из двух фракций: белого и желтого желтка. Белый желток образует в центре яйца скопление (латебру), вокруг которого concentрически чередуются слои желтого и белого желтка. Непосредственно под зародышевым диском лежит второе скопление белого желтка, соединенное с латеброй перемычкой. Предполагается, что слоистое строение желтка является следствием суточных колебаний в насыщении крови Курицы питательными веществами в период оогенеза (Romanoff, Romanoff, 1949).

Пространственная организация яйца

У большинства животных яйца обладают более или менее ясно выраженной полярностью. Полюсы яйца обычно обозначаются как анимальный и вегетативный (хотя эти названия не всегда употребляются правильно, — см. ниже). Один из полюсов яйца отличается более высокой физиологической активностью, подле него лежит ядро ооцита и здесь же выделяются редуционные тельца (почему его можно обозначить как редуционный). В яйцах теллецитального типа полярность проявляется также в распределении желтка.

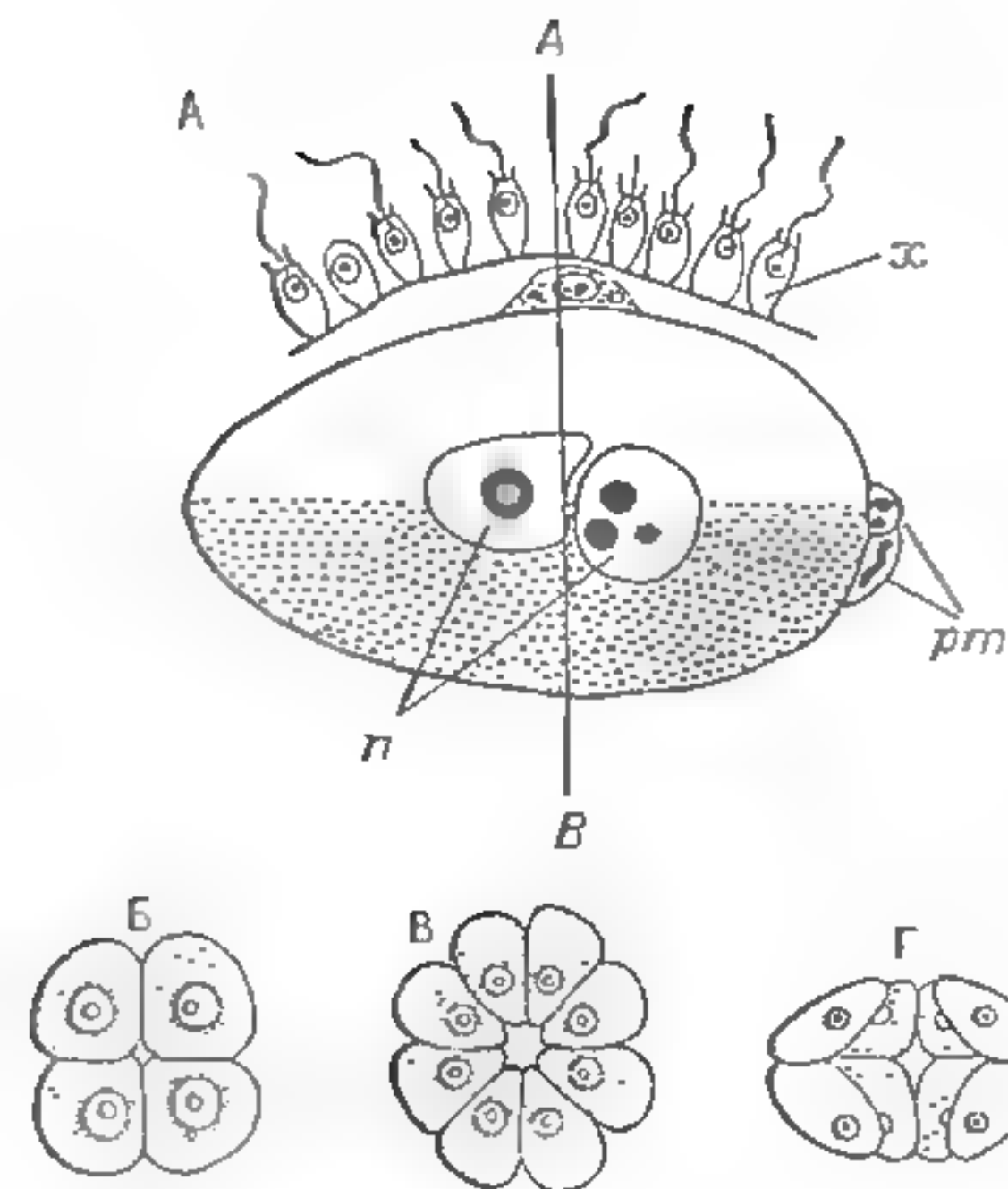


Рис. 4. Начальные стадии развития *Sycon*.

А — оплодотворенное яйцо (по: Duboscq, Tuzet, 1937); Б, В — стадии 4 и 8 бластомеров, вид с полюса; Г — стадия 16 бластомеров, вид сбоку не оптическом разрезе (по: Schulze, 1875). п — пронуклеусы, рт — редуционные тельца. АВ — ось радиальной симметрии.

Имеются многочисленные наблюдения, свидетельствующие о том, что полярная дифференциация развивается в ооците под влиянием окружающих его тканевых структур, обеспечивающих приток питательных веществ, газообмен и т. д. Растущие ооциты Губки *Sycon* лежат в мезоглее подле жгутиковых каналов. В части ооцита, обращенной к жгутиковому каналу, цитоплазма становится зернистой, а в противоположной части образуется буроватый пигмент (рис. 4; Duboscq, Tuzet, 1937). У Гидроидного полипа *Amphisbetia* (*Sertularia*) *operculata* ооциты прикреплены одним полюсом к спадикусу; ядро сдвинуто к дистальному полюсу, где оно прodelывает деления созревания; здесь же скапливается оранжевый пигмент (Teissier, 1931). У Гребневиков полярность яйца выражается в эксцентрическом положении ядра, которое определяет оральный полюс зародыша. Предполагается, что у *Bolinopsis* существует корреляция между положением ядра и трофоцитов, но окончательно полярность яйца устанавливается только после оплодотворения (Freeman, 1977). Еще позже — во время 1-го деления яйца — это происходит у *Phialidium* (Hydrozoa); если путем центрифугирования изменить положение митотического веретена, изменится и место зарождения врезающейся борозды 1-го деления, что в свою очередь определяет положение бластопора на стадии гаструлы и заднего конца личинки (Freeman, 1981).

У Немертин, Моллюсков, Кольчатых червей и Иглокожих полюс, которым ооцит прикреплен к стенке яйчника, становится вегетативным, у некоторых животных (например, Ланцетника, — Colklin, 1932) представлены противоположные отношения, а у Позвоночных строгой корреляции между полярностью ооцита и структурами яйчника, по-видимому, нет (см.: Равен, 1964).

Ооциты Полихеты *Sternaspis* в конце периода роста уже имеют хорошо выраженную

полярность — ооцит вытянуты по анимально-вегетативной оси, на анимальном полюсе лежит окруженное прозрачной цитоплазмой ядро, на вегетативном — скопление митохондрий, а в промежуточной области — желток (Villa, 1976). Но у большинства Полихет внешние признаки полярности появляются только после оплодотворения.

В яйцах Насекомых анимально-вегетативная полярность яйца приблизительно соответствует дорсовентральной оси зародыша (Иванова-Казас, 1957). Во время оогенеза продольная ось ооцита (будущая продольная ось зародыша) совпадает с таковой яйцевой трубочки. В политрофических яйцниках *Drosophila* передним становится тот конец ооцита, который примыкает к группе трофоцитов, а направление дорсовентральной полярности детерминируется предположительно внешними факторами — в путке составляющих яйцник яйцевых трубочек все ооциты повернуты спинной стороной внутрь, а брюшной — наружу (Gill, 1964; Geysen et al., 1988).

Новейшие генетические исследования Нюсслейн-Фольгард и ее сотрудников (см.: Nusslein-Volhard, 1992) показали, что ранние морфогенетические процессы у зародышей Дрозофилы контролируются генными продуктами матери, которые проникают в ооцит во время оогенеза и регулируют экспрессию генов самого зародыша. В яйце возникают переднезадний и дорсовентральный градиенты концентрации определенных морфогенов, в результате их пересечения возникает система координат, в разных частях которой развиваются разные морфологические структуры. В частности, обнаружены четыре группы материнских генов, ответственных за развитие передней половины зародыша, развитие абдоминального отдела, развитие самых крайних придатков с обоих концов тела и за дифференциацию в дорсовентральном направлении. Мутации этих материнских генов вызывают появление у зародыша соответствующих дефектов. Предполагается, что продукты материнских генов, контролирующие развитие переднего конца, попадают непосредственно в цитоплазму яйца, а факторы, определяющие дорсовентральную полярность, воздействуют на фолликулярные клетки, которые в свою очередь выделяют специфические продукты в перивителлиновое пространство с будущей брюшной стороны.

Все эти наблюдения обычно трактуются как указание на эпигенетическое происхождение полярности яйца. Однако Балинский (Balinsky, 1965) отмечает, что полярность свойственна всем клеткам животных и определяется положением центриоли относительно ядра. Эта идея интересна в том отношении, что помогает установить эволюционную связь между полярностью яйца и полярностью Жгутиконосцев, на переднем конце которых располагается жгутик с полярным зерном, являющимся производным центросомы. Очевидно, эта первичная, изначально присущая ооцитам полярность может быть подавлена или даже извращена внешними влияниями, исходящими в первую очередь от материнского организма. Интересно, что у Насекомых, несмотря на ярко выраженную билатерально-симметричную организацию яйца, сохраняется и анимально-вегетативная полярность, выражающаяся в положении редукционных ядер и бластопоральной области на стадии гаструляции.

Значение полярности яйца для развития и ее отношение к морфологическим осям взрослого животного будут рассмотрены в гл. VII.

В яйцах многих животных даже визуально различаются цитоплазматические области, которые соответствуют зачаткам определенных органов или играют особую роль в организации морфогенеза. Таковы вегетативная полярная плазма Кольчатых червей и Моллюсков, серый серп Амфибий. В яйцах Асцидий уже разграничены области, цитоплазма которых входит в состав клеток эктодермы, энтодермы, мезодермы и нейрохордального зачатка. К числу таких специализированных областей относятся и кортекс — самый поверхностный тонкий слой цитоплазмы, непосредственно примыкающий к оолемме, структурные особенности которого были обнаружены с помощью электронной микроскопии.

В кортикальном слое многих животных содержатся особые гранулы или запол-

ненные жидкостью альвеолы. Эти органеллы найдены у Двустворчатых моллюсков, Кольчатых червей, Иглокожих, Рыб, Бесхвостых амфибий и некоторых Млекопитающих, но их не удалось обнаружить у других Млекопитающих, Птиц, Хвостатых амфибий, Насекомых и Брюхоногих моллюсков. Содержащиеся в кортикальных гранулах и альвеолах мукополисахариды и белки участвуют в образовании оболочки оплодотворения (см. ниже). Кортикальный слой цитоплазмы отличается высокой вязкостью и сохраняет свою целостность при центрифугировании средней силы, что объясняется присутствием в нем связанного с оолеммой прочного цитоскелета. Возможно, такая ригидность кортикального слоя и обеспечивает почти нормальное развитие яиц Морского ежа *Arbacia*, Моллюска *Cumingia* и Полихеты *Chaetopterus*, у которых путем центрифугирования нарушена локализация желтка, пигмента и некоторых других компонентов цитоплазмы (см.: Гексли, де Бер, 1936). В пользу этого предположения свидетельствуют опыты с яйцами Двустворчатого моллюска *Macra chinensis*, которые были подвергнуты центрифугированию после того, как ригидность кортикального скелета была ослаблена воздействием цитохалазина В, разрушающего актиновые образующиеся двойники, что, по предположению авторов (Дроздов, Святогор, 1989), было обусловлено смещением морфогенетических детерминантов.

Равен (Ratel, 1961; 1964) выдвинул интересную гипотезу кортикального поля, согласно которой именно в кортексе содержится морфогенетическая информация, определяющая полярность зародыша и судьбу отдельных бластомеров. Близких взглядов придерживаются Джеффри и др. (Jeffery, Wilson, 1983; Jeffery, 1984; Venuti, Jeffery, 1989), которые полагают, что роль морфогенетических детерминантов у Полихет и Асцидий играют макромолекулы РНК, РНП и белков, которые связаны с цитоскелетом и определенным образом распределяются в кортексе.

Нет никаких оснований полагать, что кортикальный слой яйца у всех животных организован и функционирует одинаково. У Насекомых, по-видимому, кортексу соответствует довольно толстый слой периплазмы, который играет не менее важную роль. Хотя до начала дробления внешних признаков региональной дифференциации в периплазме нет (если не считать присутствия на заднем конце упомянутого выше полового детерминанта), экспериментальные исследования показывают, что „мозаичное“ развитие некоторых высших Насекомых (например, Дрозофилы) является результатом взаимодействия периплазмы и входящих в нее эквивалентных ядер дробления (см.: Соулсе, 1973; Иванова-Казас, 1981a).

С другой стороны, маловероятно, что носителем морфогенетического поля в яйцах Гребневиков является эктоплазма. Она отличается от эндоплазмы отсутствием желточных включений и содержит большое количество митохондрий. При первых трех меридиональных делениях дробления эктоплазма равномерно распределяется между бластомерами, распространяясь даже на их внутренние поверхности, которыми они соприкасаются друг с другом, а при следующих неравномерных делениях — стягивается к одному полюсу бластомеров и целиком попадает в микромеры (Spek, 1926).

В субкортикальном слое яиц находится более или менее сложный цитоскелет, состоящий из микротрубочек и актиновых филаментов. Он играет важную роль в поддержании структуры яйца, а иногда и в перераспределении цитоплазматических компонентов.

Оплодотворение

В процессе оплодотворения восстанавливается диплоидность яйца, определяется генотип нового индивида, завершаются подготовительные процессы и начинается собственно индивидуальное развитие.

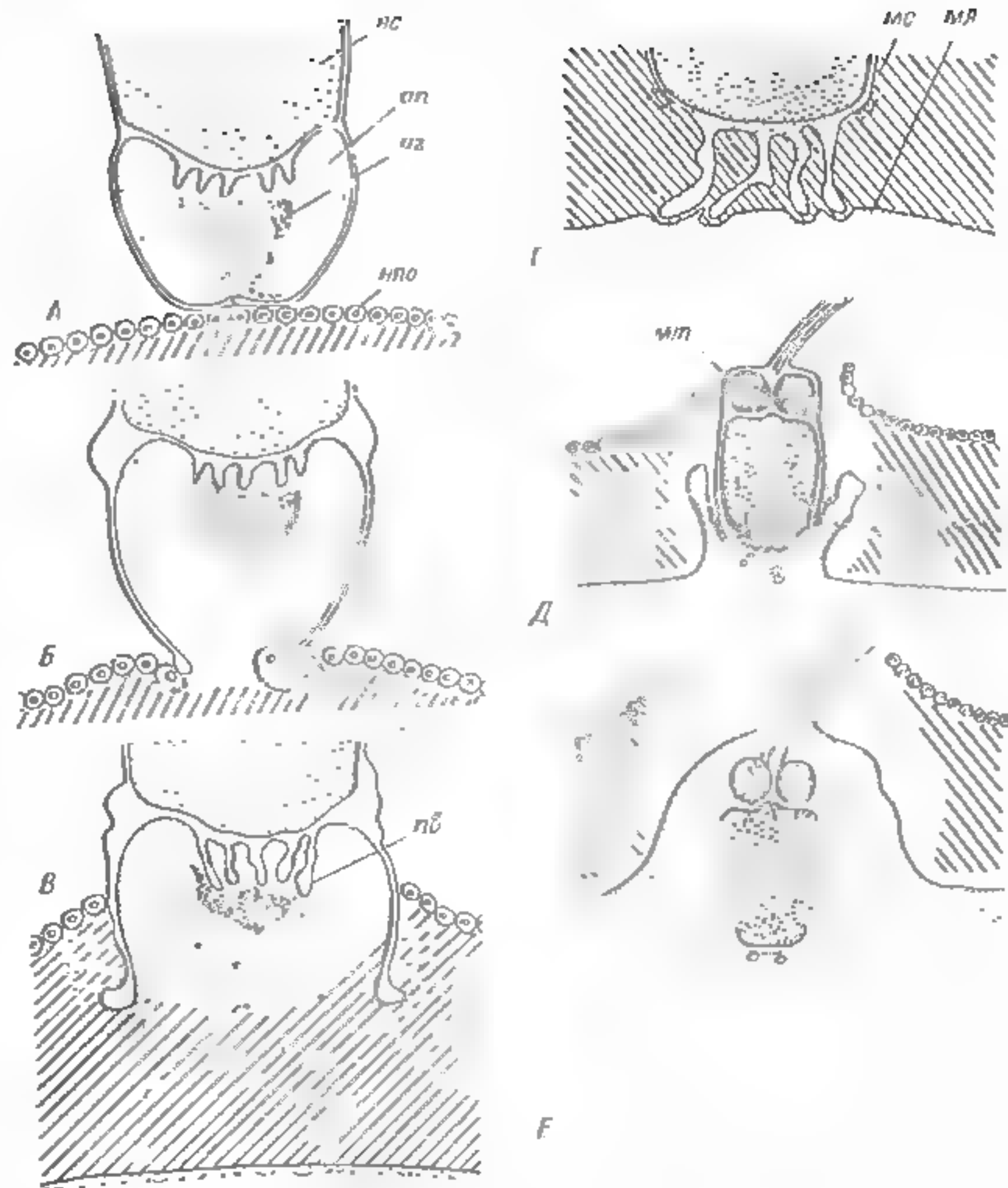


Рис. 5. Оплодотворение у *Hydroides* (по: Colwin, Colwin, 1961a, 1961b).

А — акросома проходит в контакт с оболочкой яйца; Б, В — акросомный пузырек разрывается и его содержимое растворяет яйцевую оболочку; Г — пальцевидные выпячивания плазматической мембраны сперматозоида соприкасаются с мембраной яйца; Д, Е — плазматические мембраны яйца и сперматозоида соединяются, головка сперматозоида погружается в цитоплазму яйца; Ж — акросомная гранула, ЗЛ — акросомная мембрана яйца, нл — наружный слой оболочки, мт — митохондрия, мсп — плазматическая мембрана сперматозоида, яс — ядро сперматозоида.

Образовавшаяся еще во время оогенеза тонкая желточная оболочка обычно плотно прилегает к поверхности яйца. У Рыб она пронизана множеством канальцев, в которые проникают отходящие от поверхности яйца микроворсинки, и потому она имеет радиально исчерченный вид и получила название zona radiata. В тех случаях, когда эта оболочка отличается значительной плотностью, в ней имеется одно или несколько отверстий (микропиле), через которые проходит сперматозоид.

Слияние яйца и сперматозоида — довольно сложный процесс, сопровождающийся изменениями в обеих половых клетках. В сперматозоидах происходит так называемая акросомная реакция. У Полихеты *Hydroides hexagonus*, например, при сопри-

косновении сперматозоида с желточной оболочкой яйца акросомный пузырек разрывается, а содержащаяся в нем плотная гранула разрушается; при этом освобождаются вещества, растворяющие желточную оболочку (рис. 5; Colwin, Colwin, 1961a, 1961b). На дне акросомного пузырька образуются пальцевидные выпячивания его мембраны сперматозоида. Эти выпячивания (акросомные трубочки) приходят в соприкосновение и соединяются с оолеймой — происходит слияние клеточных мембран яйца и сперматозоида, после чего ядро и centrosoma последнего втягиваются в яйцо.

В тех случаях, когда сперматозоид не имеет акросомы, наблюдаются другие механизмы оплодотворения. Так, у Губки *Sycon* сперматозоид внедряется не в яйцо, а в один из хоаноцитов, в котором инцистируется. Этот хоаноцит выходит из состава жгутикового эпителия, приобретает амебонидную форму и становится клеткой-носителем; он подползает к яйцу и передает ему сперматоцисту (Duboscq, Tuzet, 1937).

Уплотненное ядро сперматозоида после проникновения в яйцо разбухает и превращается в мужской пронуклеус; одновременно формируется и женский пронуклеус. Оба пронуклеуса сближаются, но их полное слияние (сингамия) чаще всего происходит лишь во время I-го деления дробления. Важная роль сперматозоида состоит еще и в том, что он активирует яйцо к развитию. До оплодотворения ооцит находится в заторможенном состоянии, и даже деления созревания часто завершаются только после проникновения в него сперматозоида. Интересно, что у многих Плоских червей и Нематод наблюдается псевдогамия — сперматозоид активирует яйцо, но его ядро разрушается и слияния пронуклеусов не происходит.

После проникновения сперматозоида в яйцо происходит так называемая кортикальная реакция. Она состоит в том, что содержимое кортикальных гранул или альвеол выделяется под желточную оболочку и, разбухая, способствует ее отслаиванию и образованию перивителлинового пространства. У Морских ежей (и многих других животных) материал кортикальных гранул присоединяется к желточной оболочке и делает ее более плотной (Runnström, 1966). После отслаивания желточная оболочка называется оболочкой оплодотворения. Предполагается, что она предотвращает полиспермию (см.: Гинзбург, 1968). У Морских ежей за счет вещества кортикальных гранул образуется также расположенный непосредственно на поверхности яйца так называемый гиалиновый слой, который связывает бластомеры во время дробления. Одновременно происходят и изменения в структуре цитоскелета. В неоплодотворенных яйцах *Strongylocentrotus intermedius* последний представлен довольно рыхлой и непрочной сетью микрофиламентов; после оплодотворения эта сеть уплотняется и в ней появляются параллельные пучки длинных филаментов, входящие в микроворсинки (Дроздов и др., 1987). Эти изменения происходят в первые 5 минут после оплодотворения. Если в это время искусственно деформировать яйцо, то полученная деформация сохраняется при дроблении вплоть до стадии бластулы (Исаева, Преснов, 1983; Исаева, 1984; Преснов, Исаева, 1985). Кроме того, у *Paracentrotus lividus* во время оплодотворения происходит перераспределение пигментных гранул, приводящее к образованию характерного субэкваториального пигментного пояса.

Процессы, сопутствующие оплодотворению, в разных группах животных отличаются в деталях. У Гребневика *Beroë ovata* часто наблюдается полиспермия. Подле места проникновения каждого сперматозоида происходит кортикальная реакция, которая распространяется лишь на небольшую часть поверхности яйца и состоит не в выделении кортикальных гранул наружу, а в их погружении в более глубокие слои цитоплазмы (Carré, Sardet, 1984). Биологический смысл этого явления остается невыясненным. Тем временем (как показал Фриман (Freeman, 1977) на *Bolinopsis* и *Pleurobrachia*) женский пронуклеус мигрирует в сторону одного из мужских про-

нуклеусов. Поэтому объединение пронуклеусов может произойти на некотором расстоянии от редукционных телец, а положение образовавшегося синкариона определяет место зарождения врезающейся борозды 1-го деления яйца и полярность последнего.

У большинства Полихет (в частности, у *Nereidae*, — Dorrestein, Fisher, 1988) в растущем ооците ядро занимает центральное положение, оно окружено свободной от желтка цитоплазмой, в которой содержатся митохондрии, свободные рибосомы и эндоплазматическая сеть, а на поверхности ооцита находится аполярный кортекс с многочисленными кортикальными гранулами. Ооциты выметываются на стадии 1-го деления созревания, которое завершается только после оплодотворения, причем мейотическое веретено занимает эксцентрическое положение. После этого анимальный полюс очищается от желтка, который отодвигается к вегетативному полюсу. Этот процесс „сортировки“ цитоплазматических компонентов получил название ооплазматической сегрегации (Costello, 1945; как будет показано позднее, у многих животных он продолжается и во время дробления).

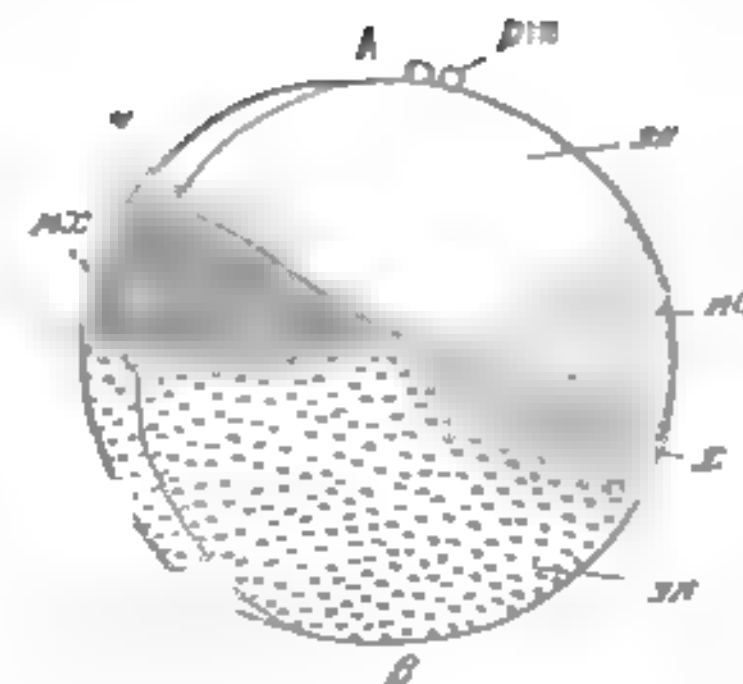
У *Chaetopterus* и некоторых других Кольчатых червей после оплодотворения часть цитоплазмы стягивается к вегетативному полюсу и образует здесь вегетативную полярную плазму, которая играет важную роль в эмбриональном развитии (Lille, 1906; Henry, 1986). Предполагается также, что путь, по которому продвигается мужской пронуклеус, предопределяет у *Tomopteris helgolandica* плоскость 1-го деления яйца (Morgan, Tyler, 1938; Akesson, Melander, 1968).

Еще более сложное перераспределение различных компонентов цитоплазмы происходит при оплодотворении у Асцидий. В конце оогенеза цитоплазма ооцита *Styela* (= *Cynthia*) *partita* заполнена серыми гранулами желтка, а в периферической зоне содержится желтый пигмент. Во время делений созревания оболочка ядра ооцита исчезает, и освобожденный ядерный сок образует у анимального полюса скопление прозрачной, свободной от желтка цитоплазмы. Сперматозоид входит в яйцо в области вегетативного полюса, после чего начинается довольно сложный процесс ооплазматической сегрегации, который завершается лишь во время 1-го деления яйца. В результате этого процесса в анимальной части яйца образуется область светлой цитоплазмы, в вегетативной части располагается темный желток, а пигмент скапливается в области экватора в форме желтого серпа. Применение некоторых специальных методик позволяет обнаружить в противоположной части экватора так называемый светло-серый серп. Плоскость 1-го деления яйца всегда проходит через середину обоих серпов и является сагиттальной плоскостью зародыша. Поскольку середина желтого серпа соответствует меридиану, на котором располагается точка проникновения сперматозоида в яйцо, последняя определяет и сагиттальную плоскость. Как показывает последующее развитие, светлая анимальная цитоплазма попадет в бластомеры, которые дают кожную эктодерму, темно-серая, богатая желтком вегетативная плазма оказывается в клетках зиготы, желтый серп содержит материал зодермы, светло-серый — материал хорды и нервной трубки (Conklin, 1905a, 1905b). Сходные процессы происходят и в яйцах других Асцидий, хотя пигмент может иметь иную окраску. Таким образом, еще на стадии 2 бластомеров окрашенные различными образом участки цитоплазмы обозначают расположение зачатков основных органов личинки (рис. 6).

Процесс ооплазматической сегрегации у Асцидий недавно был переисследован Джеффери (Jeffery, 1984) с помощью новейших методик. Этот автор различает две фазы сегрегации. Во время 1-й фазы пигментированная миоплазма и светлая эктоплазма стягиваются сначала к вегетативному полюсу, а эндоплазма смещается к анимальному полюсу (в данном случае термины „эктоплазма“ и „эндоплазма“ указывают на положение этих частей цитоплазмы в яйце, а на их участие в построении экто- и зиготы). К концу 1-й фазы сегрегации эти три сорта цитоплазмы располагаются

Рис. 6. План расположения зачатков на стадии 2 бластомеров у Асцидий (по: Briel, 1948).

А — анимальный полюс, В — вегетативный полюс, м — хвостовая мезодерма, мх — мезэнхима, нс — нервная система, рт — редукционные тельца, х — хорда, эк — эктодерма, эн — энтодерма.



слоями, перпендикулярными главной оси яйца.

Вторая фаза ооплазматической сегрегации начинается после окончания делений созревания. Мужской пронуклеус начинает двигаться к расположенному в анимальной части яйца женскому пронуклеусу. Вместе с ним в том же направлении движутся эктоплазма и миоплазма, но последние задерживаются в области экватора и образуют мезодермальный серп, а эндоплазма возвращается в вегетативное полушарие.

Джеффери полагает, что в процессе ооплазматической сегрегации большую роль играет цитоскелет. До оплодотворения (когда миоплазма покрывает всю поверхность яйца) непосредственно под оолеймой располагается сеть филаментов, которую Джеффери назвал пластинкой плазматической мембраны. С этой пластинкой связана расположенная под ней трехмерная решетка из анастомозирующих филаментов, в которой лежат гранулы пигмента. Стягивание пигмента к вегетативному полюсу Джеффери объясняет сокращением пластинки плазматической мембраны, из-за которого на вегетативном полюсе временно образуется более выпуклая, чем остальная поверхность яйца, лопасть (рис. 7).

Позднее Савада и Шаттен (Sawada, Schatten, 1989), обрабатывая яйца *Molgula occidentalis* реактивами, подавляющими работу микрофиламентов и микротрубочек, подтвердили важную роль микрофиламентов в 1-й фазе ооплазматической сегрегации и показали, что во 2-й фазе главная роль принадлежит астральным микротрубочкам сперматозоида.

У Амфибий после оплодотворения тоже происходит перераспределение цитоплазматических компонентов, которое приводит к образованию так называемого серого серпа и определяет направление дорсовентральной оси. Этот процесс был сначала описан Анселем и Винтембергером (Ansel, Vintemberger, 1948), а затем изучен с помощью новейших методик Герхартом с соавт. (Gerhart et al., 1989). По данным последних авторов, ооцит *Xenopus* и других Амфибий вначале обладает „полярно-цилиндрической“ (т. е. радиальной) симметрией, все его меридианы не отличаются друг от друга, а анимально-вегетативная полярность выражена хорошо. В частности, в анимальной части кортикального слоя содержится черный пигмент, а под ним — у по-

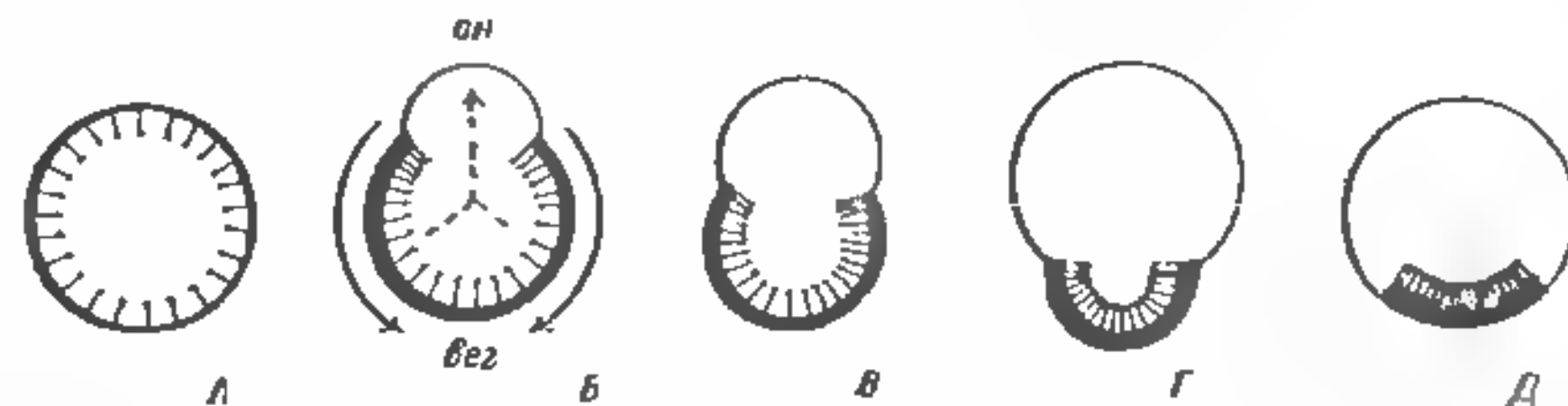


Рис. 7. Первая фаза ооплазматической сегрегации у Асцидий (по: Jeffery, 1984).

А — неоплодотворенное яйцо, Б–Г — ооплазматическая сегрегация после оплодотворения, Д — оплодотворенное яйцо. Сплошными стрелками показано перемещение миоплазмы, прерывистой стрелкой — перемещение эндоплазмы. ан — анимальный полюс, вег — вегетативный полюс.

верхности „сердцевины“ (основной массы цитоплазмы яйца) — серый пигмент. Сперматозоид может проникнуть в яйцо через любую точку его анимальной поверхности. После этого (помимо упомянутой выше кортикальной реакции) происходит процесс кортикальной ротации: кортекс смещается относительно сердцевины яйца приблизительно на 30° таким образом, что его край движется по меридиану, через который в яйцо вошел сперматозоид, в вегетативном, а противоположный край — в анимальном направлении. В этом месте образуется серый серп — полулунная область в экваториальной части яйца, в которой сквозь лишенный пигмента кортикальный слой просвечивает серый пигмент сердцевины. Середина серого серпа соответствует задне-спинной стороне зародыша; во время последующего развития здесь особенно активно происходят связанные с гаструляцией перемещения клеточных масс и впервые обозначается бластопор, дорсальная губа которого играет роль организатора в развитии осевых органов. Процесс кортикальной ротации завершается во время 1-го деления дробления.

Герхарт с соавторами показали также, что в процессе кортикальной ротации важная роль принадлежит микротрубочкам. В начале ротации в вегетативном полушарии яйца между кортексом и сердцевинной появляется слой параллельных микротрубочек, вытянутых в направлении ротации, а в конце этого процесса они исчезают. Предпологается, что микротрубочки связаны с сердцевинной, а кортекс прикрепляется к ним молекулами, которые „ползут“ по микротрубочкам и как бы тянут за собой кортекс. Агенты, которые вызывают деполимеризацию микротрубочек, подавляют кортикальную ротацию, следствием чего является развитие уродливых зародышей с более или менее значительными дефектами в переднеспинной части тела.

Яйцевые оболочки

У всех многоклеточных животных (кроме некоторых Porifera и Hydrozoa) яйца одеты одной или несколькими яйцевыми оболочками, назначение которых состоит в защите зародыша от неблагоприятных механических, химических и иных внешних воздействий. Различают первичные, вторичные и третичные яйцевые оболочки. Первичной оболочкой является желточная, которую выделяет сам ооцит, вторичные оболочки (например, хориол Насекомых) секретируются фолликулярным эпителием, а третичные оболочки формируются за счет выделений желез половых путей самки или кожных покровов и имеют весьма разнообразное строение.

Обычно на поверхности фолликулярных клеток образуются микроворсинки, концы которых соприкасаются с плазматической мембраной ооцита; иногда имеются встречные ворсинки и со стороны ооцита. Эти образования служат, очевидно, для увеличения поверхностей, участвующих в переносе веществ. Когда позднее между ооцитом и фолликулярным эпителием формируется желточная оболочка, она часто оказывается исчерченной из-за пронизывающих ее канальцев, оставшихся на месте исчезнувших микроворсинок.

Структура яйцевых оболочек имеет адаптивное значение и в большой степени зависит от экологических причин. Не случайно наибольшей сложности достигает система яйцевых оболочек у животных, яйца которых развиваются в наземных условиях и должны быть защищены от высыхания. Общеизвестный пример такого рода дают Птицы, но не меньшей сложности достигают яйцевые оболочки у некоторых наземных Брюхоногих моллюсков (Steele, 1951).

С другой стороны, у животных с истинным живорождением, при котором зародыш получает питательные вещества и кислород из тела матери, яйцевые оболочки развиты слабо и рано сбрасываются, так как затрудняют обмен веществ между организмом матери и зародыша. Так, у Млекопитающих денудация — освобождение

от желточной оболочки (zona pellucida) и остатков фолликулярного эпителия (corona radiata) — происходит до того, как яйцо попадает в матку (см.: Дыбан, 1988). Такое же раннее сбрасывание яйцевых оболочек наблюдается при эмбриональном паразитизме Перепончатокрылых (см.: Иванова-Казас, 1961).

Желточная оболочка имеет также немаловажное формообразовательное значение, так как способствует сохранению целостности зародыша, не давая ему во время дробления развалиться на отдельные бластомеры. Мещеряков и Белоусов (1973) удаляли яйцевую оболочку у Брюхоногого моллюска *Lymnaea stagnalis* и получили вместо правильного спирального дробления расположение бластомеров в виде разнообразных фигур. При искусственном освобождении от яйцевой оболочки яиц Морской звезды *Asterina pectinifera* бластомеры рассыпаются и располагаются на дне сосуда беспорядочно (Dap-Sohkawa, Fujisawa, 1980). У Морского ежа эта функция яйцевой оболочки подкрепляется тем, что после оплодотворения образуется еще гиалиновый слой, который прикреплен к бластомерам и ограничивает их подвижность (Wolpert, Mercer, 1963). Сходную роль играет zona pellucida у Млекопитающих (Дыбан, 1988).

У многих Полихет яйцевая оболочка не сбрасывается и после того, как под ней завершается формирование личинки; она пронизана порами, через которые высвываются реснички, и не мешает личинке плавать и питаться. Позднее эта оболочка включается в кутикулу взрослого червя.

Эволюция яиц

Из сказанного выше можно видеть, что организация яиц подчас тоже достигает большой сложности. Возникает вопрос, какой тип яиц следует считать примитивным. По представлениям Ежикова (1939, с. 261), „наиболее примитивной яйцеклеткой надо считать такую, которая лишена оболочек, обладает амебондным движением, самостоятельно питается и свободно живет в той же среде, что и материнский организм (например, в морской воде); если и все последующее развитие имеет примитивный характер, то каждая стадия ведет свободный образ жизни и самостоятельно поддерживает свое существование“. Из этой цитаты следует, что самыми примитивными являются алецитальные яйца. Однако описанный тип развития ни у кого из современных животных не наблюдается. Даже ооциты Hydrozoa, являющиеся сначала амебондно-подвижными фагоцитами, к концу оогенеза утрачивают эти качества и содержат достаточно желтка, чтобы быть отнесенными к изолецитальному типу. К этому же типу относятся яйца других Книдарий, Губок, Гребневиков, Нематод, Иглокожих и др. Полностью лишены желтка алецитальные яйца встречаются в настоящее время только в тех случаях, когда имеется какой-то источник питания вне яйца — при истинном живорождении, некоторых формах эмбрионального паразитизма, в так называемых экзолецитальных яйцах Плоских червей и т. д. У всех этих животных произошла вторичная утрата желтка.

Эволюция яиц направлена в основном в сторону увеличения количества желтка. Как уже отмечалось, большое количество желтка дает возможность животному больший отрезок своего развития пройти под защитой яйцевых оболочек и перейти к активному образу жизни в более завершенном виде, что имеет бесспорные биологические преимущества. Накопление желтка в яйцах изолецитального типа привело к возникновению яиц центр- и телolecитального типа. Центролецитальные яйца характерны для Членистоногих, но у низших представителей этого типа (например, у Мечехвостов) четко обособленный слой периплазмы еще отсутствует. По-видимому, появление периплазмы можно считать проявлением специализации яиц — ранней подготовкой к происходящему в конце дробления формированию бластодермы.

Возникновение яиц теллецитального типа связано с усилением собственной полярности. Пока желтка не очень много (например, у Немертин, Ланцетника, Асцидий, некоторых Полихет и Моллюсков), теллецитальная организация яйца выражена слабо и такие яйца мало отличаются от изолецитальных, но по мере накопления желтка теллецитальность становится все более отчетливой. Этот тип яиц представлен у Хордовых, широко распространен среди Первичноротых и даже, как исключение, встречается у Членистоногих (у Скорпионов и Усоногих раков). Теллецитальность тоже имеет свой морфогенетический смысл — в результате дробления большая часть желтка оказывается в вегетативных бластомерах, из которых потом образуются энтодерма и органы пищеварения взрослого животного; перерабатывая желток, энтодермальные клетки начинают выполнять свою трофическую функцию еще у зародыша.

Дальнейшая специализация яиц у *Bilateria* проявляется в приобретении ими билатерально-симметричной организации (у Головоногих моллюсков, Насекомых, Хордовых и др.). Специальное морфогенетическое значение имеет и полярная плазма, свойственная яйцам многих Кольчатых червей и Моллюсков, поскольку тот из первых четырех бластомеров, в который она попадает при дроблении, определяет плоскость билатеральной симметрии. В этом проявляется общая закономерность эволюции оогенеза, состоящая в том, что проморфологические признаки взрослого животного имеют тенденцию возникать на все более ранних стадиях развития. Присутствие в цитоплазме включений, трактуемых как половой детерминант (у Циклопа, многих Насекомых, *Sagitta*), а также как детерминант „клеток креста“ у *Sycop* (см. ниже), тоже следует считать проявлением вторичной специализации яиц. В процессе эволюции возникает система яйцевых оболочек и зародыш приобретает все большую независимость от факторов внешней среды (Needham, 1931).

Проблема полярности яйца

Отношение полярности яйца к последующему развитию нуждается в специальном рассмотрении, так как накопилось много фактов, не укладывающихся в общепринятые представления. Но при обсуждении этой проблемы нам придется несколько забежать вперед и привлечь сведения, касающиеся процессов дробления и гаструляции.

Полюсы яйца принято обозначать как анимальный и вегетативный, но при перечислении признаков, характеризующих эти полюсы, в учебных руководствах часто оставляют без внимания тот факт, что иногда эти признаки противоречат друг другу и полюс, являющийся по одним признакам анимальным, по другим признакам должен быть признан вегетативным. Захваткин (1949) отмечает, что такие отклонения от типичных отношений свойственны низшим *Metazoa*, в развитии которых еще сохраняются следы их происхождения от колоний Простейших. Анализ подобных, парадоксальных на первый взгляд примеров приводит к выводу, что в организации яйца проявляются две разные, накладывающиеся одна на другую полярности, которые имеют различное эволюционное происхождение. Одна из них (первичная) унаследована яйцевой клеткой от протозойных предков *Metazoa*, а другая (анимально-вегетативная) приобретена вторично и отражает перспективное значение частей яйца, точнее — их участие в построении гаструлы. На это указывают и сами термины „анимальный“ и „вегетативный“, которые были впервые употреблены Бэрром (Baer, 1828) для обозначения первичных зародышевых листков у Курицы и лишь позднее экстраполированы на части яйца (Korschelt, Heider, 1910).

Рассмотрим сначала признаки, которые характеризуют первичную (протозойную) полярность яйца. Один из полюсов яйца отличается тем, что на нем

происходит выделение редукционных телец; часто на этом же („редукционном“) полюсе располагается ядро оплодотворенного яйца. Редукционный полюс характеризуется также более высокой физиологической активностью: прилегающая к нему область цитоплазмы более чувствительна к отравляющим веществам и сильнее окрашивается прижизненными красителями.

У некоторых низших *Metazoa* (*Cnidaria*, *Stenophora*) борозда 1-го деления яйца имеет односторонне-врезающийся характер и зарождается на редукционном полюсе, постепенно распространяясь к противоположному полюсу. Как было отмечено Захваткиным (1949), этот признак имеет большой филогенетический смысл, так как деления Жгутиконосцев обычно начинаются с переднего конца и проходят в продольном направлении. Из этого можно заключить, что редукционный полюс яйца соответствует переднему концу Жгутиконосцев.

У подавляющего большинства *Metazoa* два первых деления яйца проходят в меридиональном направлении и ось полярности яйца становится осью дробления, вокруг которой радиально-симметрично располагаются бластомеры. Эти меридиональные деления соответствуют продольным делениям Жгутиконосцев, а происходящие на более поздних стадиях дробления широтные деления представляют собой уже вторичное отступление от исходного прототипа.

Этим ограничивается морфогенетическое значение первичной полярности яйца; она становится главной осью более позднего зародыша только в тех случаях, когда совпадает с анимально-вегетативной осью.

Все перечисленные признаки редукционного полюса функционально связаны друг с другом. Вполне естественно, что после завершения делений созревания женский пронуклеус находится недалеко от редукционных телец и здесь же происходит его соединение с мужским пронуклеусом. Положение синкариола в свою очередь определяет место появления врезающейся борозды 1-го деления. Это экспериментально показано на примере Гидроидов *Hydractinia* и *Phialidium* — если путем центрифугирования изменить положение ядра яйца, изменяется и место появления борозды (Freeman, 1980). О том же свидетельствуют наблюдения над Гребневиком *Beroe*, у которого женский пронуклеус не остается пассивным, а мигрирует к мужскому пронуклеусу; на месте их объединения (которое происходит чаще всего на расстоянии от редукционных телец до 30° по дуге) формируется митотическое веретено и зарождается 1-я борозда. Линия пересечения плоскостей двух первых делений становится осью дробления и орально-аборальной осью взрослого Гребневика, которая, следовательно, детерминируется во время оплодотворения (Carré, Sardet, 1984).

Анимально-вегетативная полярность, как уже отмечалось, отражает перспективное значение различных областей цитоплазмы яйца: вегетативная цитоплазма в результате дробления попадает в бластомеры той части бластулы, которая представляет собой будущую энтодерму, часто они отличаются более крупными размерами и повышенным содержанием желтка. На стадии гаструлы здесь образуется blastopore, через который энтодерма (и мезодерма у Трехслойных животных) погружается внутрь. Главным морфологическим проявлением анимально-вегетативной полярности в организации яйца является концентрация желтка у вегетативного полюса, но и этот признак присущ только яйцам теллецитального типа. Из-за того что в теллецитальных яйцах цитоплазма с ядром отеснена желтком к анимальному полюсу, последний приобретает черты вторичного сходства с полюсом редукционных телец и даже борозды первых делений яйца становятся нередко односторонне-врезающимися.

Более позднее эволюционное происхождение анимально-вегетативной полярности доказывается тем, что у некоторых низших *Metazoa* (*Porifera*, *Hydrozoa*) гаструляция осуществляется путем мультиполярной иммиграции или деламинации, т. е. имеет аполярный характер, а blastopore отсутствует; соответственно не может быть

речи и об анимальном и вегетативном полюсах. Лишь позднее гастрюляция стала поляризованной, а еще позднее (у некоторых Bilateria), появились яйца телолецитального типа. Эволюционную выработку телолецитальных яиц можно расценивать как проявление установки развития (понятие, введенное Ивановым (1937, 1945)) на гастрюлу — установки, которая распространилась даже на оогенез.

Многие зоологи (Захваткин, 1949; Беклемишев, 1964) отмечают также, что развивающиеся из яиц низших Metazoa ресничные личинки всегда плавают анимальным полюсом вперед, почему на этом полюсе часто развиваются органы чувств и наблюдается концентрация нервных клеток. Это означает, что переднезадняя ось личинки совпадает с анимально-вегетативной, но оставляет открытым вопрос о ее отношении к первичной полярности яйца. Не исключено также, что в процессе эволюции появление личиночной переднезадней оси предшествовало дифференциации анимального и вегетативного полюсов, так как у личинок Губок *Clathrina blanca* и *C. cerebrum* полярность уже хорошо выражена, а гастрюляция еще имеет аполярный характер; но у *C. reticulatum* иммиграция клеток энтодермы уже стала униполярной, причем blastoporalная область располагается на заднем конце личинки (Minchin, 1900).

Из изложенного выше следует, что необходимо различать первичную протозойную полярность яйца и вторичную анимально-вегетативную полярность гастрюлы, которая иногда оказывает влияние и на организацию яйца. Эти два типа полярности характеризуют морфофизиологическое состояние индивида на разных стадиях онтогенеза и потому могут не совпадать. По выражению Захваткина (1949, с. 260), „одноклеточное яйцо и многоклеточная личинка — организмы разного структурного уровня, отличающиеся поэтому друг от друга конкретными формами своего одноосно-гетерополярного плана строения“. Рассмотрим несколько таких примеров. Обычно полюс редукционных телец считается анимальным, а самым характерным признаком вегетативного полюса считается положение blastopora. Однако у Гребневилов blastopora образуется на полюсе редукционных телец и врезающихся борозд первых делений. Коршельт и Гейдер (Korschelt, Heider, 1936), не обращая внимания на редукционные тельца, с полным основанием считают blastoporalный полюс вегетативным. Я (Иванова-Казас, 1975) в своих прежних публикациях, считая положение редукционных телец надежным признаком анимального полюса, писала, что у Гребневилов гастрюляция происходит на анимальном полюсе. Теперь я признаю эту формулировку ошибочной — правильнее сказать, что у Гребневилов полюс редукционных телец совпадает с вегетативным. Сходные отношения наблюдаются и у многих Гидроидов (например, у *Amphisbetia operculata*, — по: Teissier, 1931).

Своеобразные отношения наблюдаются у Известковой губки *Sycon*. Яйцо *Sycon* отчетливо полярно: оно слегка уплощено по главной оси, у одного полюса в цитоплазме содержатся бесцветные гранулы, у другого — пигмент, но редукционные тельца лежат в экваториальной области (Duboscq, Tuzet, 1937, — см. рис. 4). Ось яйца становится осью дробления и переднезадней осью личинки (амфибластулы), пигментированная цитоплазма попадает в составляющие переднюю половину личинки жгутиконосные микромеры, а гранулированная цитоплазма — в расположенные в задней части личинки макромеры. Эта ось является анимально-вегетативной, но решение вопроса, какой полюс следует считать анимальным, а какой вегетативным, зависит от решения другого спорного вопроса — о наличии или отсутствии у Губок извращения зародышевых листков (см. ниже). Во всяком случае, полюс редукционных телец не является у *Sycon* ни анимальным, ни вегетативным. Впрочем, не исключено, что у *Sycon* (как у некоторых Гребневилов) редукционные тельца перестали служить маркерами полюса, условно названного выше редукционным.

У большинства Bilateria полюс редукционных телец и анимальный полюс совпадают. Приводимая обычно в учебниках эмбриологии характеристика полюсов яйца полностью приложима только к этим животным (составляющим, правда, большинство Metazoa).

Обсуждая причины „нетипичных“ отношений между полярностью яйца и таковой более поздних стадий развития у низших Metazoa, Захваткин придает большое значение низкому уровню интеграции зародыша на стадии дробления, omnipotentности blastomeres и существованию у них своей собственной полярности. По Захваткину, исходная протозойная полярность яйца сменяется у этих животных неполяризованной промежуточной стадией дробления, а затем снова поляризованной стадией бластулы; существование неполяризованной стадии делает возможным установление различных отношений между первичной полярностью и вторичной. Хотя представление о существовании неполяризованной стадии в развитии едва ли приложимо к Гребневилам и к *Sycon*, дробление которых уже имеет детерминированный характер, можно предположить, что стабильные отношения между полярностью яйца и гастрюлы возникли в эволюции онтогенеза Многоклеточных животных не сразу. Не исключено, что среди современных Губок и Гидроидов еще существуют виды с такими еще не вполне установившимися отношениями, которые легко изменяются под влиянием случайных внешних факторов.

Глава III

ДРОБЛЕНИЕ ЯЙЦА

Общая характеристика процесса дробления

Дробление составляет лишь короткий период в онтогенезе Metazoa, главное содержание которого состоит в переходе зародыша от одноклеточного состояния к многоклеточному. Однако дробление не сводится к простому делению клеток, оно имеет некоторые специфические особенности. Еще Захваткин (1949) отметил, что дробление есть палинтомический процесс, так как яйцо представляет собой сильно гипертрофированную клетку с нарушенным в пользу цитоплазмы ядерно-плазменным отношением, бластомеры проходят через ряд быстро следующих одно за другим делений, остаются недифференцированными, не растут и потому после каждого деления уменьшаются в размерах. Поскольку при этом происходит увеличение количества ядер, сопровождающееся нормальной репликацией ДНК, ядерно-плазменное напряжение постепенно устраняется.

Из-за отсутствия роста цитоплазмы митотические циклы при дроблении сильно укорочены. Особенно часто происходят деления ядер (с интервалами в 10 мин) при поверхностном дроблении яиц некоторых Насекомых, так как в этом случае отсутствуют и процессы цитотомии.

Во время дробления начинается и синтез РНК, причем существует определенная корреляция между содержанием в яйцах желтка и временем начала этого синтеза. В изолецитальных яйцах Морских ежей синтез РНК начинается на стадии 16–32 бластомеров, а в центролецитальных яйцах *Drosophila* — только после образования бластодермы. У Амфибий и Рыб, яйца которых тоже содержат много желтка, синтез РНК начинается на стадии ранней гаструлы, а у Млекопитающих, яйца которых утратили желток, — на стадии 2 бластомеров. Но эта РНК, по-видимому, еще не необходима для раннего развития, так как опыты с межвидовой гибридизацией, с радиационной инактивацией ядер зиготы и бластомеров, а также с подавлением синтеза РНК обработкой зародышей актиномицином D, проведенные над Иглокожими и низшими Позвоночными, показали, что начальные стадии развития протекают под контролем цитоплазматических факторов, приобретенных яйцом во время оогенеза. Геном зиготы начинает контролировать развитие в разных группах животных неодновременно: чаще всего (у Олигохет, Насекомых, Иглокожих, Рыб и Амфибий) — на стадии бластулы, реже (у Моллюсков, Полихет и Оболочников) — на более поздних стадиях, еще реже (у Нематод и Млекопитающих) — в период раннего дробления. По-видимому, примитивными являются такие отношения, когда репрограммирование развития происходит на стадии бластулы (Дондуа, 1979).

Дробление — важная интегральная часть онтогенеза, его конкретные формы зависят от организации яйца и в свою очередь оказывают влияние на более поздние стадии развития. В то же время поздние стадии тоже влияют на дробление по типу обратной связи. По мнению Мещерякова и Белоусова (1978), „рациональная типология дробления, по-видимому, возможна в двух формах: 1) на основе изучения онтогенетической роли дробления и «проекции» этого процесса на топологию системных процессов и взаимодействий» (с. 84). Но возможен и 3-й подход — эволюционный. Если исходить из гипотезы происхождения Metazoa от колоннальных Жгутиконосцев, то следует признать, что дробление в общей форме рекалитулирует процесс формирования колонии, а его разнообразные типы возникли позднее в процессе эволюционных преобразований. Именно с этой точки зрения будем рассматривать дробление и мы. Однако изучить эволюционные отношения между различными формами дробления в отрыве от каузального и морфогенетического подхода невозможно. Обратимся сначала к каузальной стороне проблемы и попробуем уяснить, каковы механизмы этого процесса и какие его особенности обусловлены внешними условиями, а какие — внутренними наследственными факторами.

В конце прошлого и в начале нашего столетия при изучении дробления большое значение придавали чисто физическим явлениям (силам поверхностного натяжения, вязкости и т. д.); в частности, обращали внимание на сходство расположения бластомеров при спиральном дроблении с расположением пузырей мыльной пены (Robert, 1902). Штейнбек (Steinbock, 1958a, 1958b) — ярый сторонник гипотезы целлюляризации — утверждал, что процессы дробления и гаструляции являются просто техникой развития („онто механикой“) и не имеют никакого филогенетического смысла. Характерную для спирального дробления плотную упаковку бластомеров он объяснял наличием тесной яйцевой оболочки, которая якобы играет роль „смирительной рубашки“ и заставляет бластомеры тесно прижиматься друг к другу.

Вильсон (Wilson, 1892, 1893) тоже полагал, что типы дробления определяются прежде всего механическими причинами, которые вызывают и характерное для спирального дробления смещение бластомеров, но в то же время он признавал, что эти причины не могут обусловить закономерное чередование леотропных и декситропных делений и, в частности, существование такого наследственно закрепленного признака, как инверсия спирального дробления у некоторых Gastropoda.

Иную позицию по этому вопросу занимал Лилли (Lillie, 1898), который писал: „...специальные признаки дробления каждого вида определенным образом адаптированы для нужд будущей личинки, так же как сама личинка адаптирована к актуальным условиям среды“ (с. 43). Иванов (1945) связывал особенности спирального дробления с установкой развития на трохофору.

Анализ фактических материалов (которые будут подробно рассмотрены ниже) показывает, что внешние физические силы, возможно, оказывают влияние на расположение бластомеров лишь у самых примитивных животных (например, Cnidaria), у которых дробление имеет изменчивый, неустоявшийся характер, но когда речь идет о правильном радиальном, спиральном или билатеральном дроблении, роль внешних факторов минимальна.

Более плодотворны поиски внутренних факторов и механизмов, управляющих процессами дробления. Издавна было известно, какое значение для дробления имеет желток, но об этом еще будет речь впереди. Идут также поиски факторов, определяющих направление клеточных делений. Гертвиг (Hertwig, 1892) сформулировал следующие правила: 1) ядро клетки стремится занять место в центре сферы его влияния; 2) в типичных случаях ось митотического веретена располагается по длинной оси протоплазматической массы, а деление пересекает эту массу в поперечном направлении. Прогресс современной цитологии дает возможность глубже подойти

к пониманию механизма цитотомии, факторов, определяющих локализацию ядер, ориентацию митотических веретен и т. д. Анализ этих явлений позволил Мещерякову и Белоусову сформулировать интересную гипотезу относительно механизма спирального дробления (см. ниже). Но и при каузальном подходе при изучении дробления не следует забывать, что различные специальные цитологические механизмы возникают, совершенствуются, а нигде и уничтожаются в процессе эволюции.

Говоря о морфогенетической роли дробления, прежде всего нужно напомнить, что от типа дробления зависит структура его завершающей стадии — бластулы — и тип гаструляции. Кроме того, во время дробления продолжается нечаявшийся еще в оогенезе процесс оплазматической сегрегации. Эта сегрегационная функция дробления может осуществляться двумя путями. В одних случаях сетка образующихся в результате дробления клеточных границ накладывается на уже готовый план расположения зачатков. Это происходит, например, у Асцидий, у которых после завершения первого деления яйца сколько-нибудь значительных перемещений цитоплазматических масс не наблюдается. В других случаях „сортировка“ компонентов цитоплазмы продолжается и во время дробления. Это можно видеть у Гребневиков и при гетероквадрантном спиральном дроблении. По всей вероятности, сегрегационная функция дробления не была свойственна ему изначально, а приобретена вторично.

Оплазматическая сегрегация обычно хорошо выражена при так называемом детерминированном дроблении. Этот тип дробления характеризуется тем, что бластомеры рано приобретают внешние различия (так что удается проследить их генеалогию и дальнейшую судьбу) и становятся зачатками определенных органов. В конце дробления зародыш представляет собой как бы мозаику зачатков, почему такое дробление получило также название мозаичного. Светлов (1928) подчеркивает, что во время дробления морфогенез осуществляется преимущественно путем деления клеток, а процессы перемещения клеток и неравномерного роста вступают в действие лишь позднее; детерминированное дробление он сравнивает с расстановкой шахматных фигур до начала игры, при нем взаимодействия между бластомерами минимальны и каждый бластомер осуществляет свою программу развития путем „самодифференцировки“. Поэтому экспериментально изолированные бластомеры дают только те зачатки, которые развиваются из них и при ненарушенном развитии, а у зародышей, из которых удален какой-нибудь бластомер, соответствующий зачаток отсутствует.

Противоположностью детерминированного дробления является дробление недетерминированное, или регулятивное. При регулятивном дроблении между бластомерами рано устанавливаются взаимодействия; перспективное значение бластомеров в сильной степени зависит от их положения в составе целого зародыша и изменяется при перенесении их из одной части зародыша в другую. Изолированные на ранних стадиях дробления бластомеры ведут себя как целое яйцо и способны дать начало „гармоническому карлику“, т. е. полноценному зародышу уменьшенных размеров. При удалении одного или нескольких бластомеров в оставшейся части зародыша происходят регулятивные изменения.

Конечно, различия между этими двумя типами дробления нерезкие, и между ними существуют переходные формы; способность регулировать ход развития после повреждения выражен у разных животных в разной степени; иногда в то время, как часть бластомеров уже детерминирована, другие бластомеры еще сохраняют широкие потенции. У Асцидий ранняя и строгая детерминация (ни одна часть зародыша не может заменить другую) сочетается с явлениями взаимодействия зачатков; некоторые части зародыша не способны к автономному развитию и нуждаются в разрешающих воздействиях (эвокации) со стороны других частей (Reverberi, 1968).

Важную роль играют взаимодействия между бластомерами и при спиральном дроблении Брюхоногих моллюсков (Morrill et al., 1973; Biggelaar, 1977; Biggelaar,

Suetgier, 1979, и др.) и Пиявок (Blair, 1982), которое еще недавно считалось строго детерминированным. Козн и Масси (Cohen, Massey, 1983) высказали интересную мысль, что детерминированный характер дробления определяется влияниями со стороны материнского генома, а в тех случаях, когда эти влияния ослабевают и рано начинает функционировать собственный геном зародыша, наблюдается регулятивное дробление. По мнению Исаевой и Преснова (1990), регулятивный тип развития характеризуется яйцами с градиентной организацией морфогенетических полей, а детерминированный — яйцами с градиентно-мозаичной организацией и с отчетливыми границами цитоплазматических регионов. Коротко говоря, сложная „предварительная структура“ яйца обычно коррелирует с детерминированным типом развития.

Проблема детерминированного и недетерминированного дробления получила новую трактовку в свете последних данных генетики и молекулярной биологии. Так, Дэвидсон (Davidson, 1990) различает дробление инвариантное и переменное. При инвариантном дроблении направление плоскостей деления и взаимное расположение бластомеров у зародышей данного вида животных строго постоянно; часто (но не всегда) инвариантное дробление бывает детерминированным. При переменном дроблении направление делений непостоянно, расположение бластомеров варьирует и производит впечатление беспорядочного; такое дробление часто сопровождается миграцией клеток и обычно бывает недетерминированным. (Замечу, однако, что различия между этими типами дробления тоже не очень резкие — степень вариабельности может быть различной, часто дробление имеет сначала довольно правильный характер и лишь позднее становится беспорядочным.) Но самое существенное различие между инвариантным и переменным дроблением состоит в способе спецификации. Спецификацией Дэвидсон называет процессы, с помощью которых при нормальном развитии решается онтогенетическая судьба бластомеров и проток окончательно определяется — коммитируется (т. е. детерминируется) лишь позднее. Спецификация связана с активностью генов. Для инвариантного дробления характерна автономная спецификация — в цитоплазме яйца с самого начала содержатся определенным образом локализованные продукты экспрессии регуляторных генов матери, которые в процессе дробления попадают в разные бластомеры и вызывают экспрессию регуляторных генов, заключенных в их ядрах. Продукты этих регуляторных генов в свою очередь активируют гистогенетические гены, что приводит к морфологической и физиологической дифференциации клеток. Эта цепь реакций происходит автономно, не зависит от контактов с другими клетками и осуществляется даже при культивировании бластомеров в искусственных средах. В конце инвариантного дробления клетки оказываются не только специфицированными, но и коммитированными.

Для переменного дробления характерна зависимая спецификация, при которой решающую роль играют не генные продукты матери, а межклеточные взаимодействия. Экспрессия тех или иных регуляторных генов, заключенных в ядре каждого бластомера, зависит от его контактов с другими клетками. При перемещении бластомера в другую часть зародыша в происходящих от него линиях клеток спецификация идет в других направлениях. Между спецификацией и коммитацией часто бывает большой разрыв во времени. Поэтому зародыши с переменным дроблением и зависимой спецификацией обладают высокими регуляторными способностями.

Дэвидсон подчеркивает, что развития, осуществляемого исключительно путем автономной спецификации, не существует. Даже у Нематоды *Caenorhabditis elegans*, у которой не только дробление, но и деление клеток на более поздних стадиях развития протекает по инвариантному типу, спецификация мышц глотки и некоторых других тканей переднего конца имеет зависимый характер. У Дрозофилы факторами материнского происхождения определяется направление переднезадней оси зарод-

дыша и его расчленение на голову, грудь и метамерное брюшко, но дифференциация частей в пределах этих отделов тела и метамеров происходит во зависящем типе. В то же время существуют примеры развития (у Костистой рыбы *Brachydanio* и Лягушки *Xenopus*), которое целиком осуществляется путем зависимой спецификации.

Попробуем разобраться в эволюционных отношениях между детерминированным и недетерминированным дроблением.

Поскольку детерминированное дробление представлено у многих Беспозвоночных животных, а для Позвоночных более характерно регулятивное, широко распространено мнение, что детерминированное дробление более примитивно. Так, например, Филатов (1943) полагал, что эволюция идет от развития по типу самоиндукции к зависимому развитию. Шмальгаузен (1964) по этому поводу писал: „Прогрессивным типом формообразования является не мозаичное, а регулятивное развитие... Регулятивный тип развития — это всегда историческая надстройка над более жесткими формами детерминированного развития” (с. 57). Можно согласиться с тем, что регулятивное развитие открывает большие возможности для дальнейшей эволюции, однако из этого не следует, что детерминированное развитие более примитивно.

Другую точку зрения выражают следующие слова Машковцева (1935): „...эволюция индивидуального развития идет от эпигенеза к преформации, от недетерминированного развития к детерминированному” (с. 304). Отчасти это справедливо: у Турбеллярий среди *Spiralia* детерминированность дробления выражена не так резко, как у Кольчатых червей (Boyer, 1971, 1986), в пределах класса Насекомых мозаичность развития характеризует наиболее специализированных представителей отряда *Diptera* — Мух (Richards, Miller, 1937; Counce, 1973).

Однако такое направление эволюции тоже не является универсальным и характеризует только некоторые линии. Детерминированное и недетерминированное развитие — это два разных способа создания гармонического зародыша.

Рэфф и Кофмен (1986) связывают детерминированное дробление с формированием личинки и пишут: „Индукционные взаимодействия, наблюдаемые в развитии даже типичных мозаичных зародышей, позволяют считать, что в процессе эволюции той или иной линии соотношение вкладов самоиндукции и индукции может изменяться, особенно в тех случаях, когда у данной линии наблюдается тенденция к утрате специализированных личинок. Заключение о том, что такой процесс действительно имеет место, можно сделать, рассматривая развитие асцидий, амфибий и млекопитающих — членов обширного филогенетического ряда хордовых” (с. 147). Однако в действительности случаев перехода от мозаичного развития к регулятивному мы не знаем. Как будет показано ниже, исчезновение трохофорной личинки у Олигохет и Пиявок вызвало значительные изменения в ходе дробления, но последнее не утратило детерминированного характера. Не подкрепляет точку зрения Рэффа и Кофмена и сопоставление детерминированного дробления Асцидий с регулятивным дроблением Позвоночных, так как Асцидии не являются предками Позвоночных, а представляют собой специализированную филогенетическую ветвь, рано отошедшую в сторону от основного ствола Хордовых.

Дэвидсон не высказывает никаких соображений относительно эволюции генетических механизмов развития у животных, но я полагаю, что изложенные ниже представления не противоречат его идеям. По-видимому, более примитивными следует считать переменное дробление и зависимую спецификацию в том виде, в каком они представлены у низших Metazoa (например, Cnidaria). У этих животных в процессах спецификации важную роль играют внешние факторы, такие как сила тяжести, контакт с субстратом и т. д. У некоторых Гидроидных полипов механическое сдавливание зародыша может повлиять на ориентацию орально-аборальной оси; дифференциация клеток на эктодермальные и энтодермальные зависит, возможно, от их

положения на поверхности зародыша или внутри него. А дальше произошла эволюционная дивергенция. В одной линии все большее значение стали приобретать межклеточные взаимодействия и возникли такие сложные онтогенетические механизмы, как индукторы и организаторы. По этой линии пошла эволюция Позвоночных, а у многих Беспозвоночных в связи с необходимостью в кратчайший срок достичь стадии личинки, состоящей еще из немногих клеток, но уже способной к самостоятельному существованию, факторы спецификации сместились на более ранние стадии развития и стали закладываться в цитоплазме яйца в виде генных продуктов материнского происхождения. Для этой же цели служит и выработка сложной „предварительной структуры яйца”.

Характеризуя дробление с физиологической стороны, следует указать, что оно может быть синхронным или асинхронным. Асинхронность дробления бывает обусловлена разными причинами. При беспорядочном дроблении (одна из форм вариабельного дробления) асинхронность является следствием несогласованности деления клеток, в других же случаях она имеет строго закономерный характер и свидетельствует о ранней детерминации бластомеров. При неравномерном распределении желтка крупные перегруженные желтком бластомеры часто делятся медленнее мелких. Асинхронность дробления может быть и следствием начавшейся дифференциации. Так, при гетероквадрантном спиральном дроблении бластомеры, которые относятся к квадранту D и являются зачатками, играющими важную роль в построении зародыша, часто делятся более быстрым темпом, а в случае раннего обособления полового зачатка составляющие его клетки часто на длительное время перестают делиться.

Морфологические типы дробления очень разнообразны. При их описании обычно учитываются такие признаки, как полнота дробления (т. е. сопровождается ли деление ядер цитотомией или нет), его равномерность, направление плоскостей деления по отношению к полярности яйца и зависящее от него взаимное расположение бластомеров и их генеалогия. Мецераков и Белоусов (1978) в небольшой, но весьма содержательной монографии отмечают, что для современного морфометрического направления этих параметров уже недостаточно, и считают необходимыми обогатить язык описательной эмбриологии терминами и понятиями, заимствованными из областей топологии (грани, ребра, углы, связность бластомеров и т. д.). Топологический подход к изучению дробления выражен также в работах Преснова и Исаевой (1985), Гуреевой (1988, 1991) и некоторых других авторов.

С топологической точки зрения дробление представляет собой серию актов разделения яйца на части и вторичного „склеивания”, благодаря которому восстанавливается гомеоморфизм (т. е. основные топологические характеристики) поверхности зародыша. Преснов и Исаева (1985) полагают, что при прохождении борозд дробления кортикальный цитоскелет зиготы подвергается лишь локальным изменениям; единство организации поверхности зародыша, ее преемственность от зиготы до бластулы обеспечиваются межбластомерными контактами. Но если во время дробления происходит перемещение бластомеров, „склейка” приводит к топологической перестройке.

По мнению Мецеракова и Белоусова (1978), использование топологических характеристик „позволяет уловить такие межвидовые различия во взаимном расположении бластомеров, которые не улавливаются обычной генеалогией и номенклатурой” (с. 15–16). Действительно, эти различия зависят не только от типа дробления, но и от ряда его второстепенных особенностей и даже внешних условий, таких как форма яйца, вязкость цитоплазмы, от того, насколько тесно бластомеры прижимаются друг к другу, от степени неравномерности дробления и т. д. Все эти условия могут варьировать при одном типе дробления. Поэтому топологические различия наблюдаются даже у зародышей близких видов, например у Погонофор *Siboglinum fiordicum* и *S. caulleryi* (Гуреева, 1988).

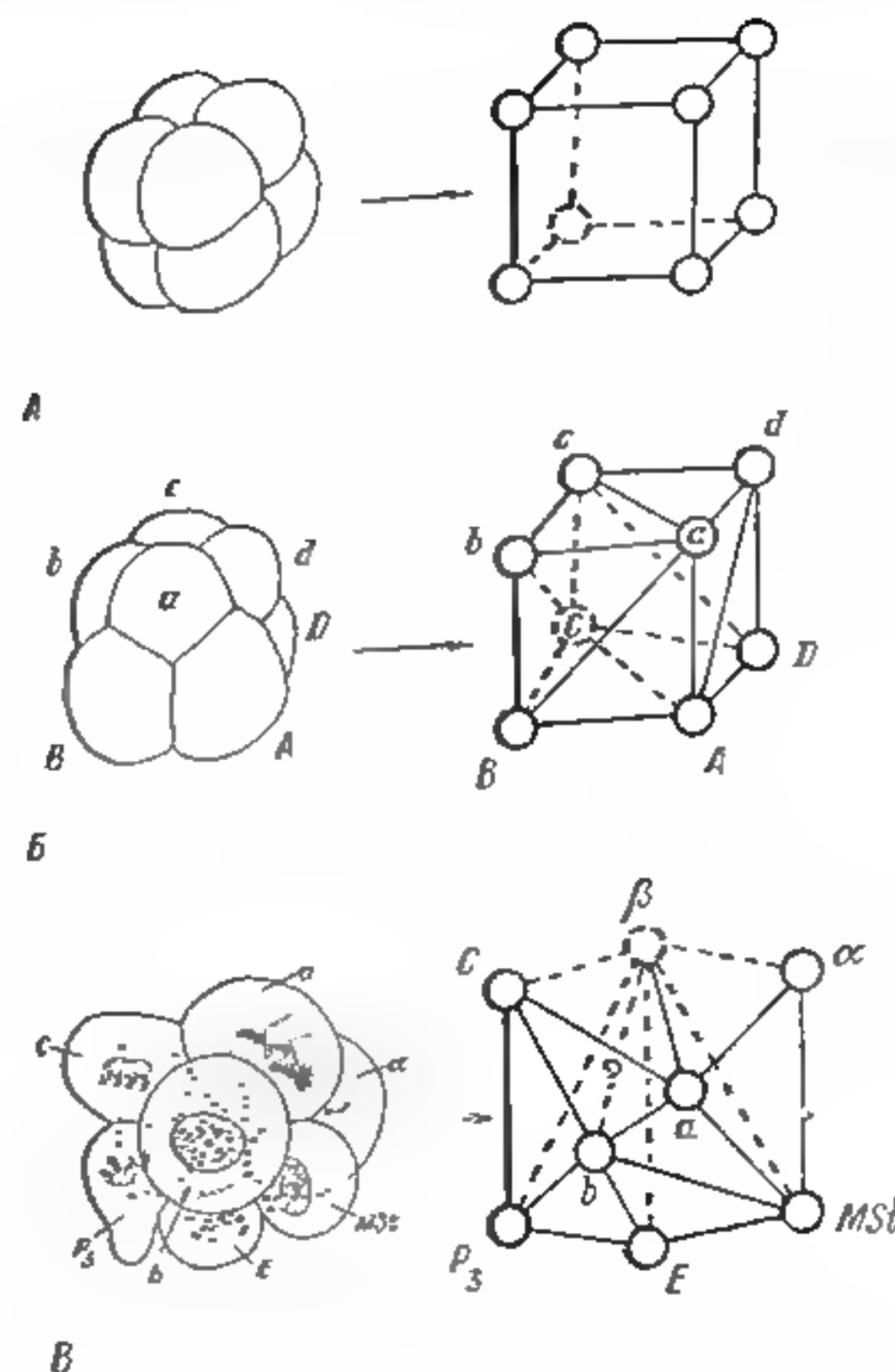


Рис. 8. Стадия 8 бластомеров и графическое изображение контактов между бластомерами при радиальном (А), спиральном (Б) и билатеральном (В) дроблении Аскариды.

Прерывистыми линиями изображены контакты, которые нельзя наблюдать непосредственно на приведенных рисунках; существование контакта между бластомерами ϵ и β у Аскариды сомнительно.

Мещеряков и Белоусов подчеркивают также, что знание топологических параметров необходимо для машинного моделирования, которое эти авторы считают одной из задач современной эмбриологии. С чисто биологической точки зрения (в связи с проблемой межклеточных взаимодействий) главный интерес представляет параметр связности — т. е. сведения о контактах между бластомерами. Эти сведения могут быть полезными при анализе результатов экспериментального вмешательства в процесс дробления.

Более плотная «упаковка» бластомеров характеризуется и большим количеством контактов между ними. В начале дробления — пока количество бластомеров не очень велико — их связность может быть выражена графически. На рис. 8 наглядно показано, что спиральное дробление отличается от радиального более высокой связностью. На более поздних стадиях дробления (после образования бластоцеля) граф связности приобретает форму решетчатого шара, если же дробление протекает по морульному типу, то он настолько усложняется, что его можно изобразить только в виде трехмерной модели.

Биологический смысл многих используемых при топологическом анализе понятий пока остается неясным.

Поскольку топологические характеристики могут быть различными у видов одного рода и даже у зародышей из разных кладок одного вида, для широких эволю-

ционных обобщений они бесполезны; более того, сосредоточив свое внимание на тонких различиях, мы можем упустить из вида черты принципиального сходства. Поэтому в дальнейшем будет использована традиционная терминология.

Классификация морфологических типов дробления

Прежде всего, следует различать дробление полное (тотальное, или голобластическое) и неполное (синцитиальное, или меробластическое). При полном дроблении получаются клетки (бластомеры), полностью обособленные друг от друга. Если в яйце содержится слишком много желтка, который механически затрудняет цитотомии, делятся только ядра, а яйцо в целом остается неразделимым; в этом случае дробление обозначается как неполное. В яйцах центролецитального типа неполное дробление имеет форму поверхностного, а в яйцах теллецитального типа — дискоидального. Голобластический или меробластический тип дробления так сильно сказывается и на более поздних морфогенетических процессах, что можно говорить о голобластическом и меробластическом типе развития.

Полное дробление

Полное дробление может быть равномерным или неравномерным; в последнем случае бластомеры значительно различаются по величине и соответственно называются микро- и макромерами. Неравномерность дробления чаще всего бывает обусловлена неравномерным распределением желтка и находится в соответствии с 1-м правилом Гертвига: в теллецитальных яйцах цитоплазма и ядро бывают сдвинуты к анимальному полюсу, и поэтому после 3-го деления, которое обычно проходит в широтном или косом направлении, анимальные клетки получаются более мелкими, чем вегетативные. Но дробление может быть неравномерным и по другим причинам. Так, более крупные размеры квадранта D при гетероквадрантном спиральном дроблении объясняются тем, что в него попадает вся упомянутая выше полярная плазма.

При полном дроблении в расположении бластомеров обычно наблюдается известная правильность. По этому признаку Коршельт и Гейдер (Korschelt, Heider, 1909) различают следующие геометрические типы дробления: радиальное, дисимметричное, билатеральное и спиральное. Если же в расположении бластомеров никакой правильности усмотреть не удастся, дробление называют беспорядочным, или анархическим. Однако существует ряд типов дробления, которые в эту классификацию не укладываются. Сюда можно добавить еще три типа дробления — табличную палитомию, тетраэдрическое дробление и ортогональное. Более подробное рассмотрение дробления удобнее начать с тех его вариантов, которые присущи более примитивным животным.

Табличная палитомия

Этот тип дробления характерен для генеративных клеток *Volvox* и некоторых других *Phytomonadina* и приводит к образованию сферических колоний (рис. 9), а среди *Metazoa* описан пока только у одного вида Губок — *Leucosolenia complicata*.

При полном дроблении большинства Губок бластомеры образуют шарообразную группу, но подметить в их расположении какую-то правильность обычно не удастся. В этом отношении составляют исключение некоторые Известковые губки, в том числе

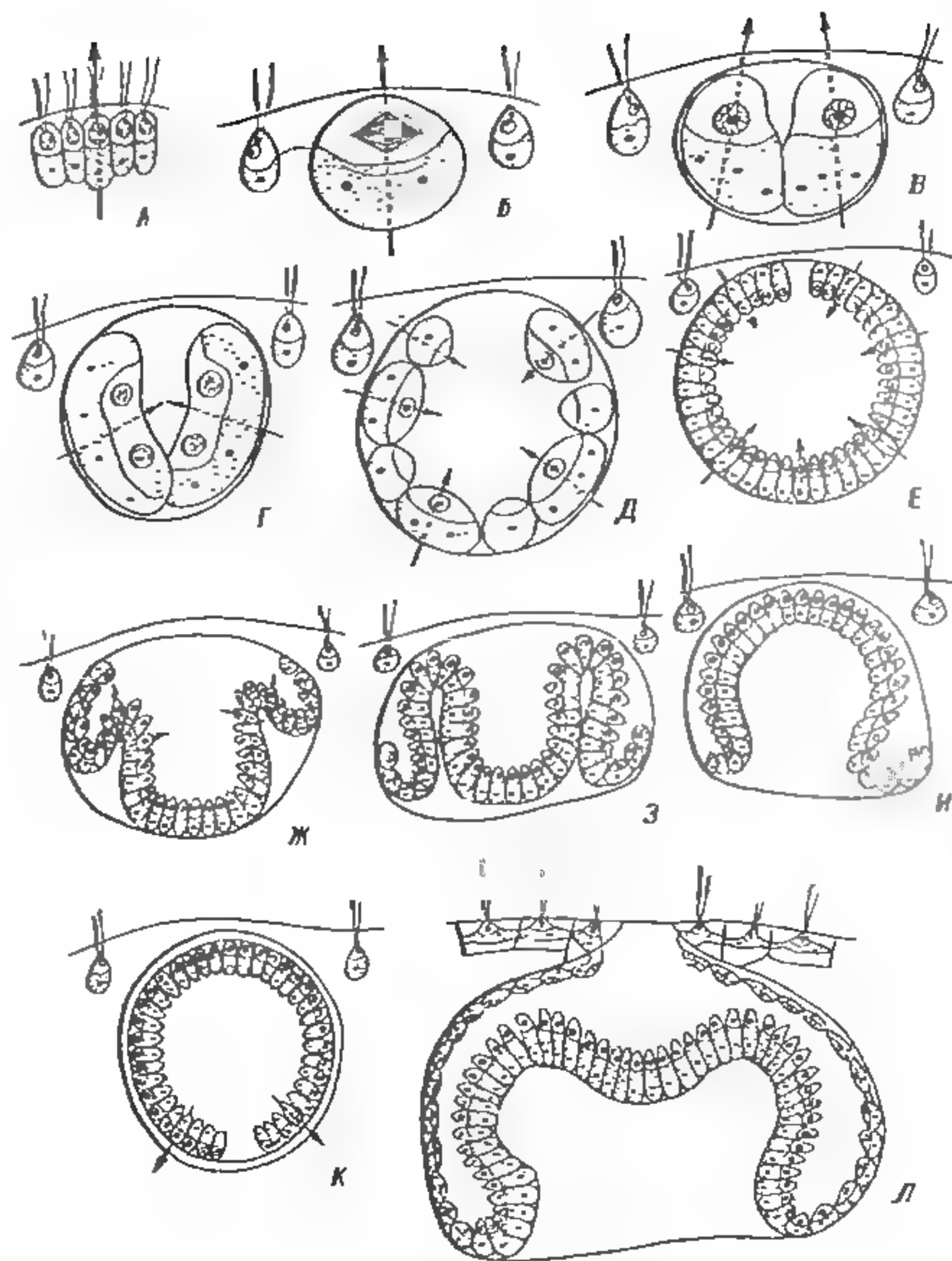


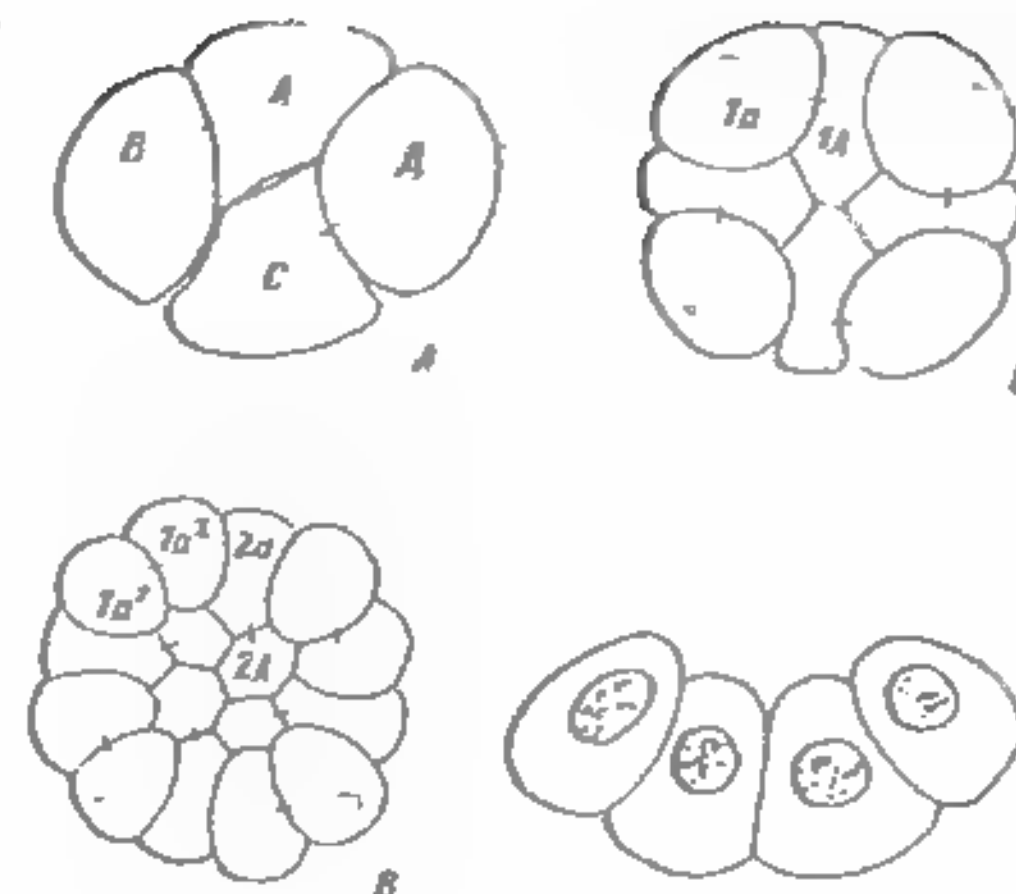
Рис. 9. Развитие колонии *Volvox* (по: Zimmermann, 1925).

А, Б — растущие гонидии; В—Е — дробление, сопровождающееся инкурвацией; Ж—К — экскурвация у *V. aureus*; Л — инкурвация у *V. globator*. Стрелкой показана переднезадняя полярность клеток.

и *Leucosolenia*. По описанию Анакиной (1981), яйца этой Губки развиваются в мезоглее между хоанодермой и гиннакодермой (рис. 10). Ближайшие хоаноциты превращаются во вспомогательные клетки, которые, по-видимому, способствуют питанию сначала растущего ооцита, а затем и зародыша. Яйца имеют слегка уплощенную по первичной оси форму (большой диаметр достигает 75 мкм), содержат мало желтки и могут быть отнесены к изополитальному типу. Редукционные тельца образуются на стороне, обращенной к хоанодерме. Первые два деления меридиональны, но при

Рис. 10. Дробление *Leucosolenia complanata* (рисунки Р. Н. Анакиной, публикуемые с ее любезного разрешения).

А, Б и В — соответственно стадии 4, 8 и 16 бластомеров (вид со стороны хоанодермы); Г — стадия 8 бластомеров на меридиональном разрезе. Четыре клетки, расположенные в центре палинтомической таблички, обозначены большими буквами, как макромеры при спиральном дроблении, но они им не соответствуют, так как после экскурвации оказываются в передней (анимальной) части личинки.



2-м из них митотические веретена занимают слегка наклонное положение (что напоминает спиральное дробление), почему два бластомера (В и Д. на рис. 10) лежат несколько выше, если смотреть со стороны хоанодермы, чем два другие (А и С). Так как последующие деления тоже проходят в плоскости, почти параллельной первичной оси яйца (под очень острым углом к ней), это приводит к образованию клеточной пластинки (палинтомической таблички), искривленной в форме чаши (такой же процесс искривления палинтомической таблички описан у *Volvox* под названием инкурвации). В конце дробления образуется стомобластула, имеющая форму полого шара с отверстием (фиалопором) на стороне, обращенной к хоанодерме.

Первоначально все клетки зародыша однородны (только 4 из них отличаются присутствием особого светопреломляющего тельца; эти тельца, пройдя через ряд клеточных поколений, оказываются в так называемых клетках креста (cellules en croix) личинки, которые предположительно являются светочувствительными органами). Однако потом дробление перестает быть синхронным, вследствие этого происходит дифференциация бластомеров на микро- и макромеры. Последние располагаются в области фиалопора в непосредственной близости от вспомогательных клеток хоанодермы. Они отличаются не только более крупными размерами, но и накоплением в цитоплазме углеводных включений. Разделение клеток на микро- и макромеры обусловлено, возможно, эпигенетическими факторами: бластомеры, вступающие в контакт с вспомогательными клетками, берут на себя трофическую функцию, и поэтому темп их деления замедляется. У *L. botryoides* (по: Tuzet, 1948) на внутренних концах микромеров появляются жгутики, о которых Анакина не упоминает.

Выход стомобластулы из мезоглеи в парагастральную полость матери сопровождается экскурвацией — фиалопор расширяется, зародыш выворачивается наизнанку и превращается в личинку (амфибластулу), передняя половина которой состоит из многочисленных жгутиковых клеток, а задняя — из лишенных жгутиков макромеров; в экваториальной области этой личинки располагаются упомянутые выше «клетки креста». Есть основания считать жгутиковые клетки амфибластулы эктодермальными, а макромеры — энтодермальными (см. ниже).

Интересно, что у *Volvox* тоже формируется стомобластула, но в ней все клетки подобны микромерам с обращенными в ее просвет жгутиками; впоследствии происходит экскурвация (рис. 9).

Своеобразие дробления типа табличной палинтомии состоит в том, что оно осуществляется исключительно меридиональными делениями, так что все бластомеры наследуют первичную протозойную полярность яйца; последняя играет роль оси

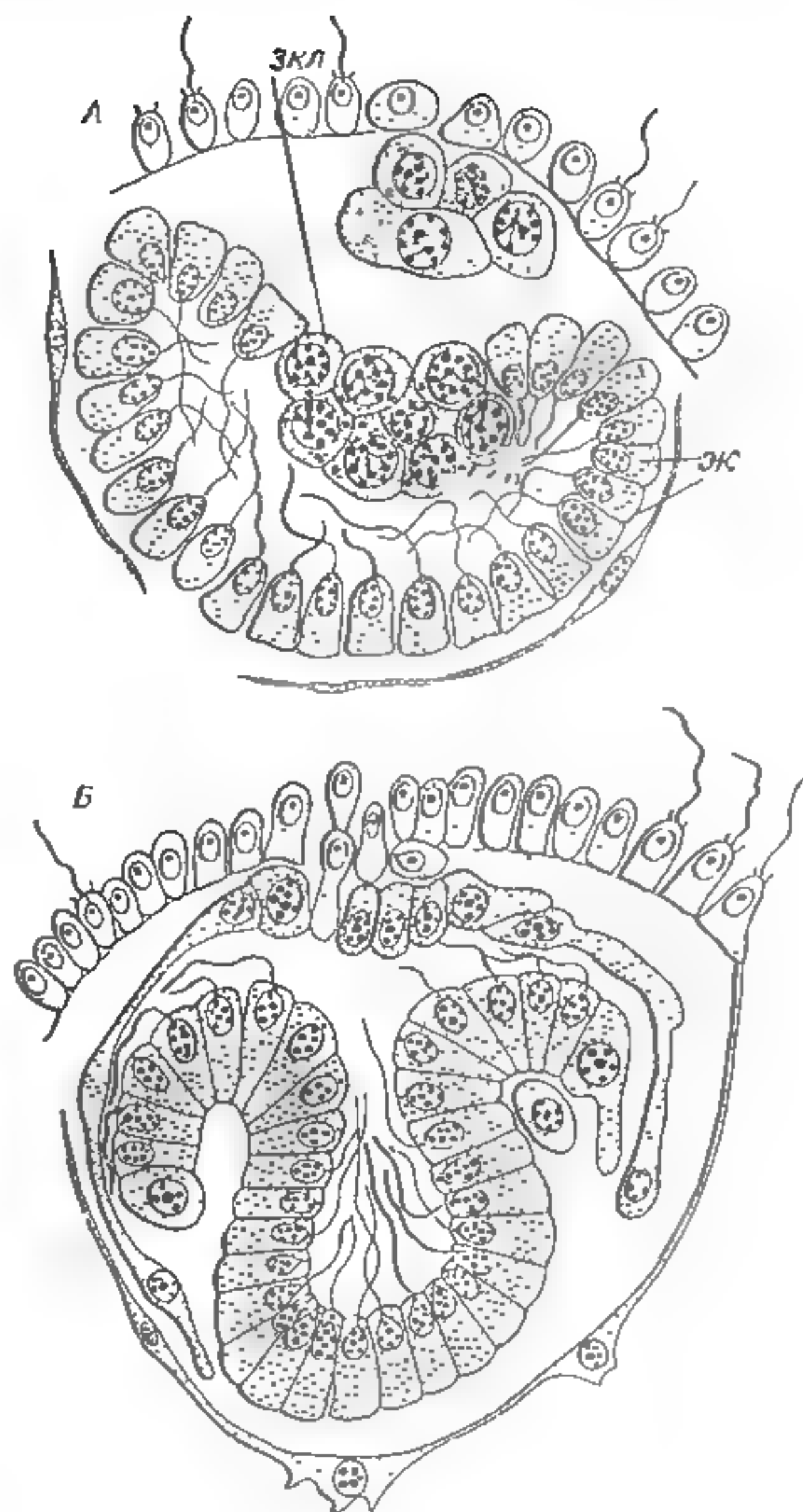


Рис. 11. Экскурсия у *Sycon* (по: Dubosq, Tuzet, 1937).

А–Г – последовательные стадии процесса. ж – жгутиковые клетки, зкл – зернистые клетки, мк – макромеры, ми – микромеры, ф – фиалопор.

дробления и становится переднезадней осью личинки. Тем не менее обозначить один полюс яйца как анимальный, а другой как вегетативный нельзя, так как цитоплазматический материал будущих экто- и энтодермы не имеет полярного расположения. Энтодерма представлена клетками, занимающими в палинтомической табличке краевое расположение, а эктодерма – центральными клетками; учитывая особенности табличной палинтомии, можно предположить, что материал энтодермы располага-

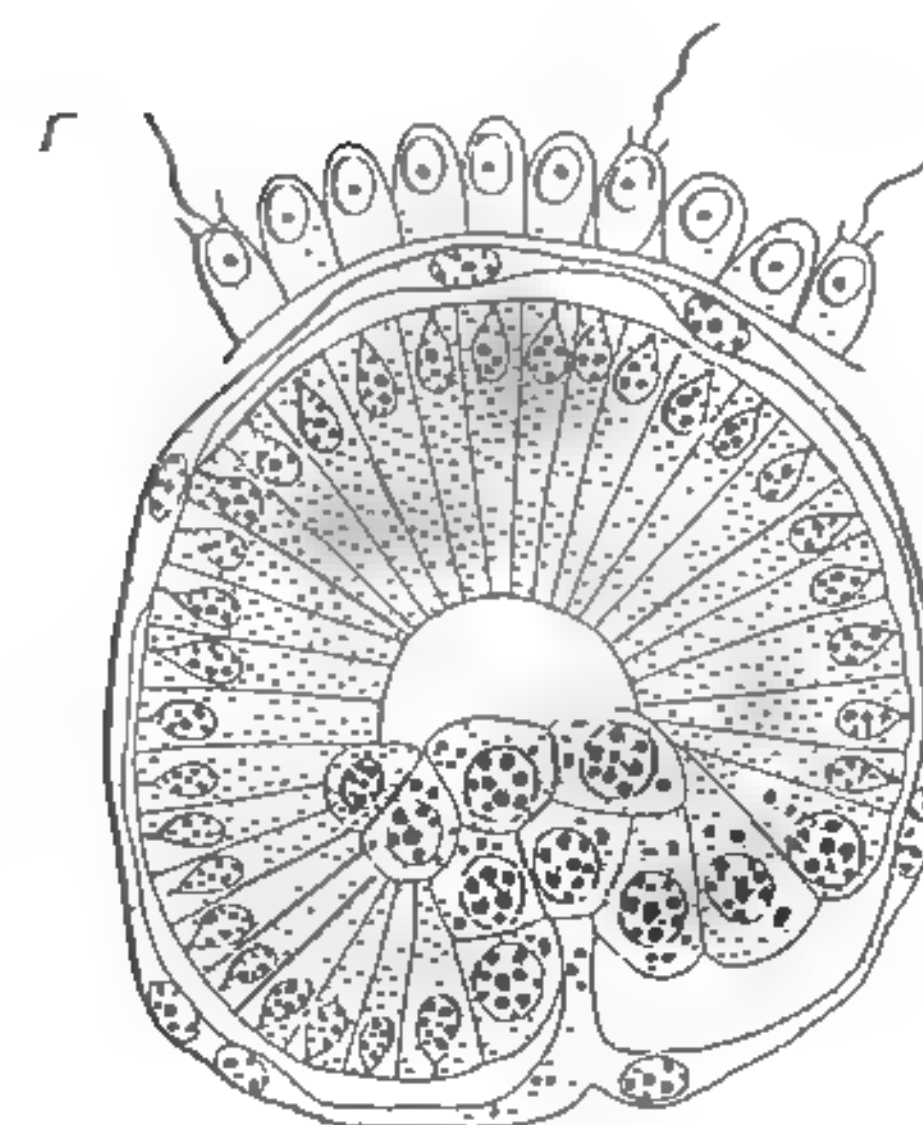
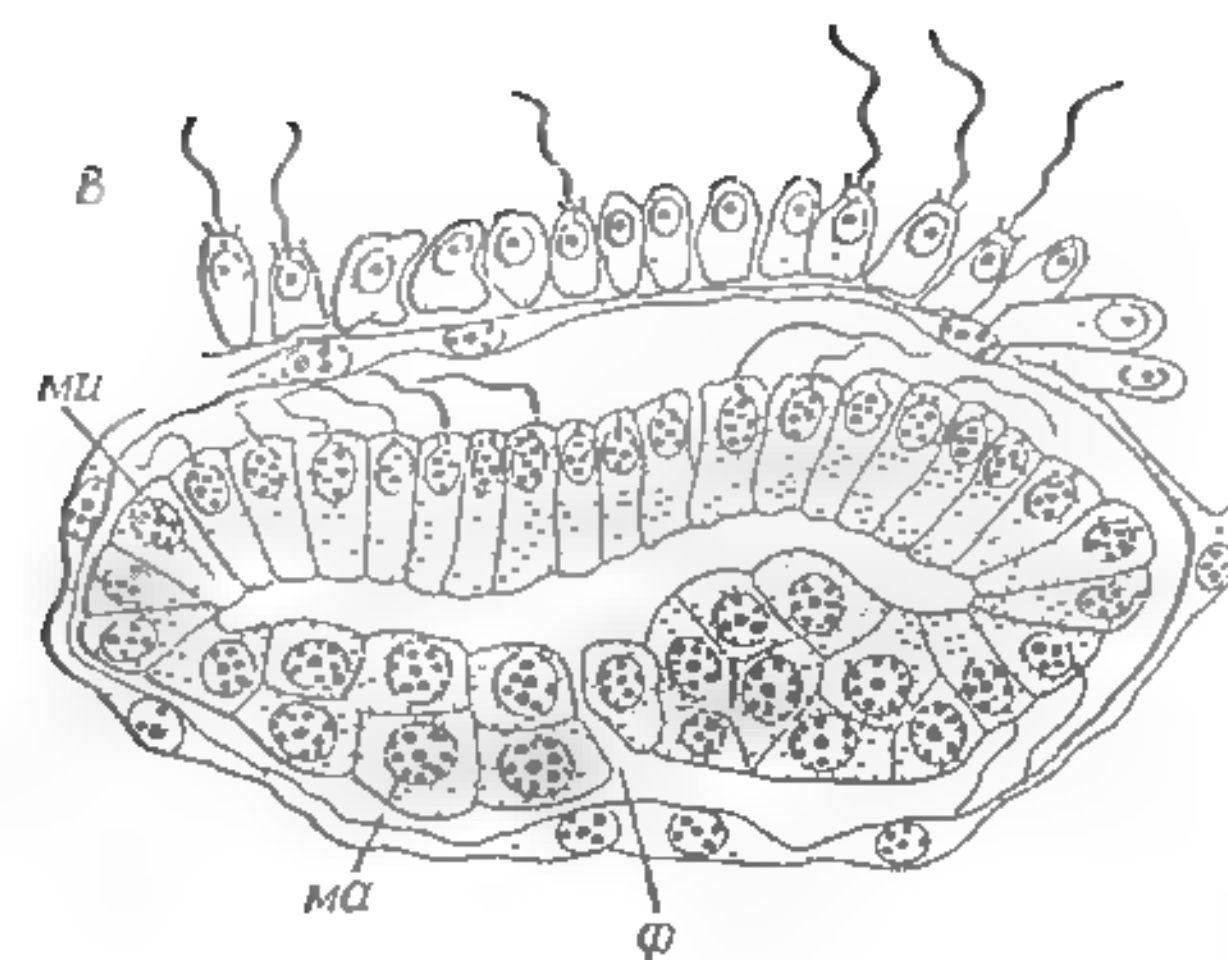


Рис. 11 (продолжение).

ется в дисковидном яйце *Leucosolenia* по периферии, а материал эктодермы – в его осевой части.

Морфогенетическое значение процесса инкурвации состоит в том, что его результатом является „осферивание” зародыша, но остается не вполне ясным, почему при этом бластомеры ориентированы сначала своими жгутиковыми концами внутрь столбобластулы. Возможно, это объясняется тем, что яйца *Leucosolenia* (как и других Губок) лишены оболочек, и формирование жгутиков на стороне, обращенной к мезоплеке матери, невозможно по физиологическим причинам. Образование жгутиков

на внутренних концах кисток может быть обусловлено также тем, что полость стомобластулы открывается в нарагастральную полость или в жгутиковый канал. А так как края флалопора связаны с краями отверстия в хоанодерме, экскурвация, сопровождающая жгутиковые клетки в их нормальное положение жгутиками наружу, сопровождается переходом зародыша из мезоглеи в канал (Vacelet, 1964). В то же время у очень примитивной Известковой губки *Clathrina*, зародыши которой не контактируют с хоанодермой, не наблюдается ни табличной палинтомии, ни явления инкурвации и экскурвации (см.: Короткова, 1988). Несвойственны эти явления и Известковым губкам.

Вторую загадку представляет сходство развития *Leucosolenia complicata* и *Volvox*, поскольку филогенетическая близость между этими организмами исключена. По-видимому, в обоих случаях действуют сходные, характерные для Простейших, но еще сохранившиеся у *Leucosolenia* цитологические механизмы.

Чтобы не возвращаться больше к вопросу о дроблении Губок, следует сказать несколько слов и о *Sycon*. Развитие *Sycon*, начиная со стадии стомобластулы, мало отличается от такового *L. complicata*, но дробление протекает иначе (Schulze, 1875; Duboscq, Tuzet, 1937). Как уже упоминалось, яйца *Sycon* тоже уплощены и обладают выраженной полярностью — у одного полюса цитоплазма имеет гранулированный характер, а у другого в ней содержится пигмент; но редукционные тельца образуются где-то в области экватора (рис. 4, А). Дробление начинается с трех меридиональных делений, в результате которых получается розетка из 8 клеток, лежащих в одной плоскости (рис. 4, Б, В). В отличие от дробления *L. complicata* 4-е деление не вполне равномерно и проходит в экваториальной плоскости; поэтому на стадии 16 бластомеров различаются 8 пигментированных микромеров и 8 макромеров с зернистой цитоплазмой (рис. 4, Г). Между бластомерами уже имеется полость, открытая на обоих полюсах. Затем пигментированные клетки делятся быстрее и становятся еще более мелкими, а отверстие между ними исчезает. Дробление завершается образованием стомобластулы, состоящей из 32 макромеров и приблизительно из 250 микромеров, на внутренних концах которых развиваются жгутики. Затем путем экскурвации стомобластула преобразуется в амфибластулу (рис. 11).

По всей вероятности, тип развития *L. complicata* более примитивен и является исходным для развития *Sycon*. Последнее приобрело некоторые вторичные особенности. Во-первых, в яйце *Sycon* уже хорошо различаются ацимальный (пигментированный) полюс, цитоплазма которого входит в состав жгутиковых (эктодермальных) клеток, и лишенный пигмента вегетативный полюс, из которого развиваются клетки энтодермы. Вопрос, является ли эта полярность первичной или вторично приобретенной, допускает двойное решение. Судя по положению редукционных тел, эта полярность вторична, но то обстоятельство, что она, как у *Leucosolenia*, является осью дробления и переднезадней осью личинки, свидетельствует в пользу ее первичности. Возможно, что у *Sycon* место выделения редукционных тел по каким-то причинам изменилось вторично.

Вторая особенность развития *Sycon* состоит в появлении экваториальной борозды, т. е. в переходе от двумерного дробления к трехмерному, из-за чего упрощается процесс формирования сферического зародыша (выпадает процесс инкурвации). Кроме того, дробление *Sycon* уже не сводится просто к делению клеток, а выполняет также функцию цитоплазматической сегрегации, так как после экваториального деления зернистая и пигментированная цитоплазма оказывается в разных бластомерах. Дробление *Sycon* имеет также детерминированный характер, что подтверждается и опытами с изоляцией бластомеров, показавшими, что жгутиковые клетки обладают ограниченными потенциями (Maas, 1906). У *Sycon* очень рано (еще в организации яйца) проявляется установка развития на личинку типа амфибластулы.

Очень примитивной формой дробления является также тетраэдрическое, которое широко представлено и хорошо изучено у *Cnidaria*, хотя встречается и в других группах.

Вообще у Книдарий наблюдаются разнообразные формы дробления — радиальное, псевдоспиральное, беспорядочное, „укороченное” (т. е. морульное, при котором наряду с антиклиinalgными делениями клеток рано появляются периклиальные, что приводит к образованию морулы) и неполное синцитиальное. При этом наблюдаются и очень большие индивидуальные вариации в расположении бластомеров (Мечников, 1886; Brooks, Rittenhouse, 1907; Rittenhouse, 1910; Berg, 1941, и др.). Широко распространено мнение, что основным типом дробления у Книдарий является радиальное, а все остальные типы являются его модификациями (Korschelt, Heider, 1936; Siewing, 1969; Wernet, 1980, и др.). Однако необходимо отметить, что вне поля зрения эмбриологов остаются некоторые весьма своеобразные особенности дробления, которые были подмечены еще Мечниковым (1886) и получили интересную эволюционную интерпретацию со стороны Захваткина (1949). Именно эти особенности дробления Книдарий, указывающие на его примитивность, дают основание рассматривать его как особый тип, который я предлагаю назвать тетраэдрическим, так как чаще всего на 4-клеточной стадии бластомеры располагаются в форме тетраэдра. Этот признак повторяется затем и при некоторых более специализированных типах дробления.

Яйца Книдарий обычно содержат мало желтка и относятся к изолецитальному типу. В периферической части цитоплазмы желтка нет, и экзо- и эндоплазма хорошо различаются. У *Hydrozoa* из-за отсутствия яйцевой оболочки редукционные тельца рано отпадают и главными признаками полярности яйца являются эксцентрическое положение ядра и врезающийся характер 1-го деления яйца. Исключение составляют яйца *Amphisbetia operculata*, одна половина которых содержит красный пигмент (рис. 12); на этом же пигментированном полюсе появляется врезающаяся борозда, а позднее происходит иммиграция энтодермы (Teissier, 1931). Меридиональный и врезающийся характер имеет борозда 1-го деления яйца также у *Rathkea fasciata*, *Oceania*

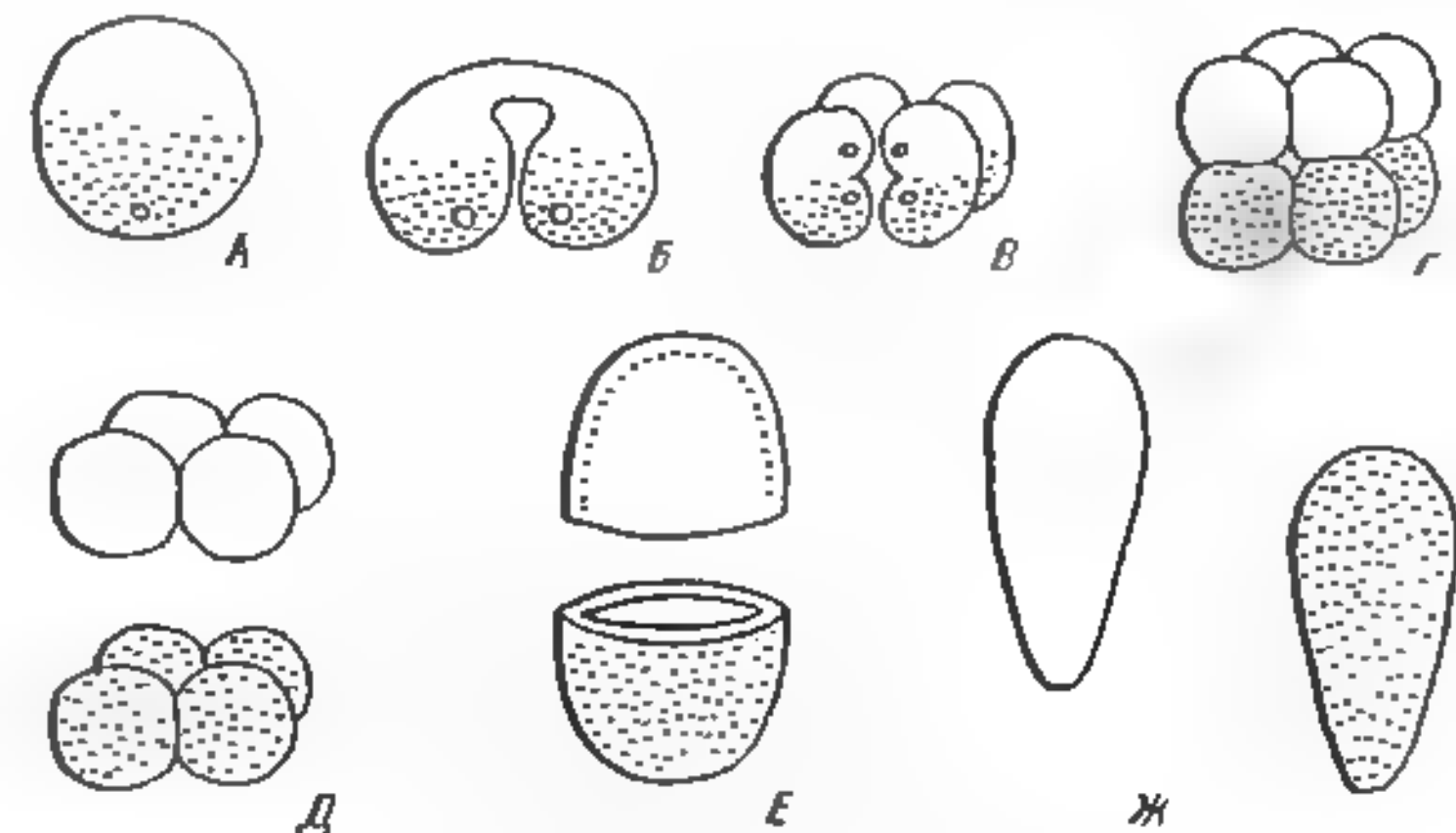


Рис. 12. Начало дробления и некоторые опыты с зародышами *Amphisbetia* (по: Teissier, 1931).

А — яйцо; Б — 1-е деление; В — 3-е деление; Г — стадия 8 бластомеров; Д — опыт с разделением четырех животных и четырех вегетативных бластомеров; Е — опыт с разрезанием бластулы по экватору; Ж — результат этих опытов: две маленькие, но жизнеспособные планулы, состоящие только из пигментированных или из непигментированных клеток.

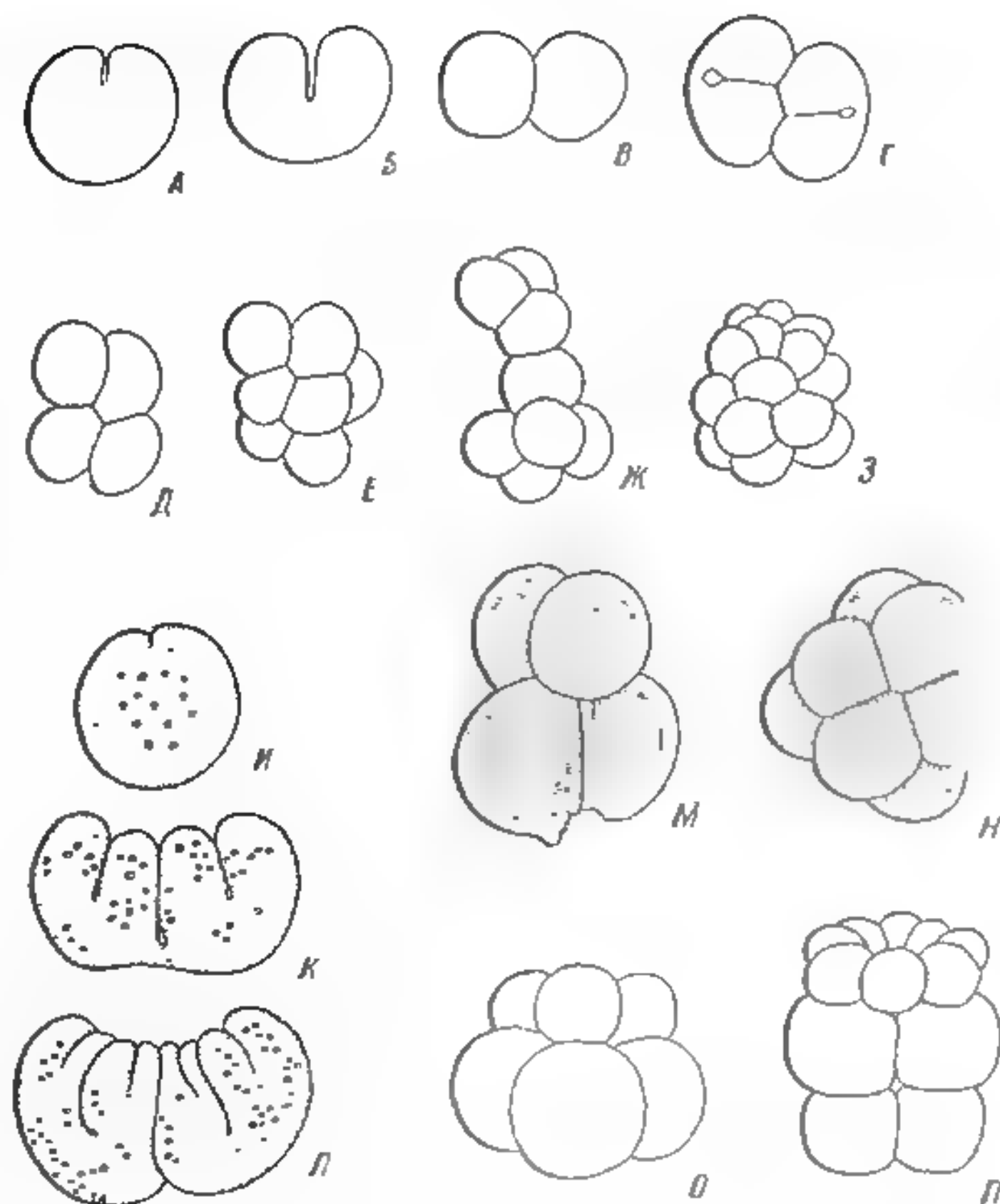


Рис. 13. Начальные стадии дробления у некоторых Гидроидов.

A–C – *Stomatoca* (по: Rittenhouse, 1910); D–F – *Ectopieura* (по: Werner, Aurich, 1955); G, H – *Rathkea* (по: Мечников, 1886); I, L – *Aglantha* (по: Freeman, 1988).

armata, *Clytia flavidula*, *Mitrocoma annae*, *Laodice cruciata* (Мечников, 1886), *Hydractinia echinata*, *Phlolidium gregarium*, *Aglantha digitale*, *Nanomia cara*, *Muggiaea atlantica* (Freeman, 1980, 1983) и др. (рис. 13).

Специальное изучение цитологического механизма одностороннего деления яши у *Spirocodon saltatrix* (Hydrozoa) показало, что сначала ядро, а затем митотическое веретено занимают эксцентрическое положение и подле них зарождается борозда. В процессе деления ахроматиновые звезды совершают вращательные движения и увлекают поверхностный слой цитоплазмы в борозду, вследствие чего поворачиваются и сами blastomeres (Dan, Dan, 1947).

Второе деление дробления тоже осуществляется врезавшимися бороздами, но теперь борозды зарождаются на внутренней поверхности blastomeres и распространяются в центробежном направлении (рис. 13, Г). Нередко (например, у *Rathkea*) при этом оба делящихся blastomeres так поворачиваются один относительно другого, что получающиеся 4 клетки располагаются двумя перекрещивающимися парами (в форме тетраэдра). Врезающиеся центробежные борозды дробления наблюдаются и при 3-м делении. На 8-клеточной стадии расположение blastomeres очень сильно варьирует: они могут располагаться как при спиральном дроблении (*Rathkea*, – рис. 13, М).

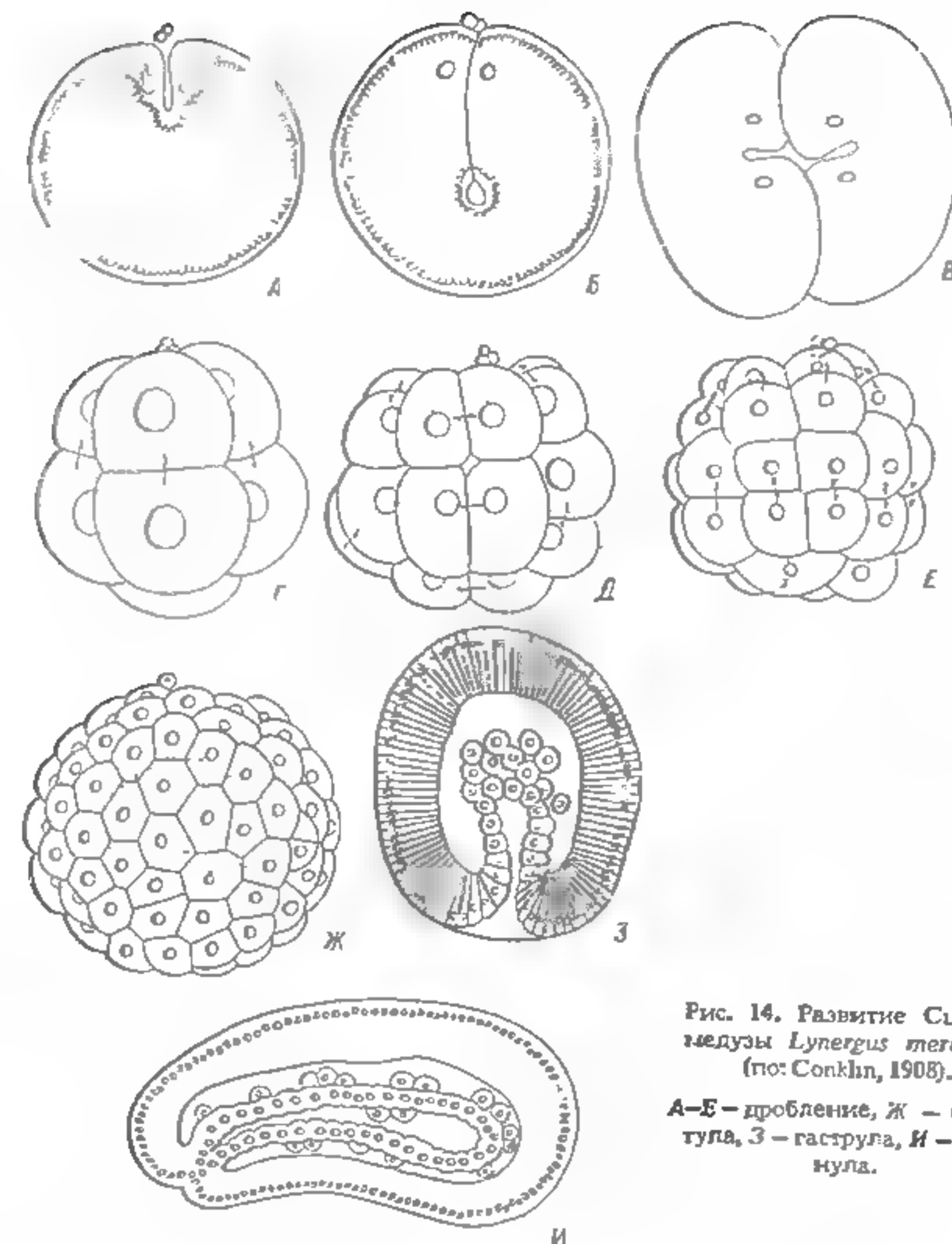


Рис. 14. Развитие Сцифомедузы *Lyncys tectus* (по: Conklin, 1908).

A–E – дробление, Ж – бластула, З – гаструла, И – планула.

как при радиальном (*Amphisbetia*, *Aglantha*) или даже как при беспорядочном (*Oceania*, *Turritopsis*, *Stomatoca*, – рис. 14, Ж). Позднее дробление становится неупорядоченным. Эти вариации объясняются подвижностью blastomeres и отсутствием прочных связей между ними. По-видимому, имеет значение и отсутствие яйцевой оболочки, которая могла бы защитить зародыши от случайных механических воздействий.

Спиральный вариант 8-клеточной стадии, когда blastomeres образуют два квартета, один из которых сдвинут относительно другого на 45°, наблюдается довольно часто (у *Rathkea*, *Tiara*, *Mitrocoma*, *Polyxenia*). Возможно, это обусловлено действием каких-то физических сил, но может иметь и биологический смысл, так как обеспечивает более компактную „упаковку“ blastomeres и увеличивает поверхности контактов между ними. Но в отличие от настоящего спирального дробления такое расположение blastomeres достигается у Книдарий не в результате наклонного положения митотических веретей, а путем их постмитотического смещения. Поэтому такое дробление называют псевдоспиральным (Nyholm, 1942–1944; Siewing, 1969).

При 4-м и 5-м делениях тоже иногда наблюдаются врезающиеся борозды, но они зарождаются на наружной поверхности бластомеров и распространяются в центростремительном направлении. Еще позднее борозды дробления становятся кольцевыми.

Врезающиеся борозды дробления были описаны и у Сцифоидных медуз *Nausitoe marginata*, *Pelagia noctiluca* (Мечников, 1886), *Lynergus mercutius* (рис. 14, — Conklin, 1908), *Cyanea capillata* (Widersten, 1968), и у Шестилучевого кораллового полипа *Pachierianthus* (Nyholm, 1942–1944). Дробление у Scyphozoa и Anthozoa тоже отличается большой вариабельностью. Спиральный и радиальный варианты 8-клеточной стадии наблюдаются также у Сцифоидного полипа *Halicystus* (Wietrzykowski, 1912) и Восьмилучевого кораллового полипа *Funiculina* (Berg, 1941). У *Renilla* оно так варьирует, что даже в одной кладке трудно найти два зародыша с одинаковым расположением бластомеров (Wilson, 1883). Широко распространено у них и псевдоспиральное дробление.

Большой интерес представляет факт, что врезающиеся борозды образуются не только при 1-м, но и при нескольких последующих делениях на каждом бластомере. Захваткин (1949) совершенно обоснованно истолковал это как свидетельство сохранения у бластомеров их собственной полярности (т. е. индивидуальности); место зарождения этой борозды соответствует, очевидно, полюсу более высокой физиологической активности.

Остается неясным, чем объясняется закономерная смена направления врезающихся борозд, — значит ли это, что во время 2-го и 3-го делений бластомеры повернуты своими физиологически активными („передними“) полюсами к центру зародыша, а затем поворачиваются ими наружу, или же происходит просто смена их физиологической полярности? Описанные выше наблюдения над *Spirocodon* свидетельствуют как будто бы в пользу первой альтернативы. На это указывают также и особенности развития *Ectopleura dumortieri*, у которой яйца достигают 325 мкм в диаметре и наблюдается переход к неполному дроблению (Werner, Aurich, 1955). У *Ectopleura* несколько первых борозд зарождаются у одного из полюсов яйца и с большим опозданием доходят до противоположного полюса (рис. 13, И–Л). Это приводит к образованию синцитиальной палинтомической пластинки, так как бластомеры не способны изменить взаимное расположение, и направление врезающихся борозд не изменяется. Однако у *Amphisbetia* (судя по расположению пигмента, — см. рис. 12) клетки поворачиваются только при 2-м делении, борозды которого зарождаются на пигментированном полюсе. При 3-м делении пигмент сосредоточен в будущих вегетативных частях клеток, а центробежные борозды дробления проходят в экваториальном направлении и отделяют светлые клетки от пигментированных. На стадии бластулы тоже различаются пигментированная и бесцветная половинки, а во время гаструляции пигментированные клетки уходят внутрь и дают энтодерму. Таким образом, на 4-клеточной стадии бластомеры *Amphisbetia* обладают двойной полярностью — протозойной, проявляющейся в одностороннем зарождении борозд дробления, и анимально-вегетативной, выражающейся в распределении пигмента. По всей вероятности, дробление *Amphisbetia* уже утратило некоторые примитивные черты.

Наличие у бластомеров собственной полярности, направление которой во время дробления меняется, подвижность бластомеров и значительные индивидуальные вариации в их расположении свидетельствуют о низком уровне интеграции зародышей Hydrozoa на рассматриваемых стадиях развития. По мнению Захваткина, „исходная протозойная полярность яйца сменяется затем неполяризованными промежуточными стадиями дробления, сменяемыми в свою очередь резко поляризованными стадиями бластомерной и в конце концов эпителиальной бластулы“ (Захваткин, 1949, с. 261). С этими идеями хорошо согласуются наблюдения Остроумовой и Белоусова (1971), которые показали, что полярность формирующейся личинки *Clava* и *Obelia*

очень лабильна и может быть изменена искусственным вытягиванием зародыша. Способность изменять направление полярности в экспериментальных условиях найдена и у *Phialidium*. Полученные путем разрезания бластулы фрагменты продолжают развитие, сохраняя исходную полярность, но при сращивании передней и боковой половинки бластулы развиваются планулы, переднезадняя ось которых имеет промежуточное направление между осями составивших ее фрагментов (Freeman, 1981).

С другой стороны, опыты Тессье (Teissier, 1931) показали, что у *Amphisbetia* первичная полярность яйца с самого начала строго детерминирована как полярность гаструлы и личинки. Она стойко сохраняется при разделении зародыша на стадиях дробления и на бластулы в меридиональном, косом или экваториальном направлении, причем даже в последнем случае формируются нормальные личинки, хотя и состоящие только из пигментированных или только из бесцветных клеток (см. рис. 12). Если же разделить первые два бластомера и снова соединить их таким образом, чтобы их пигментированные полюсы были обращены в разные стороны, из них образуются две клеточные группы, которые отторгаются друг от друга и дальше развиваются независимо, или же получают уродливые зародыши.

Следует заметить, что существование собственной полярности у отдельных бластомеров вполне совместимо с наличием таковой у зародыша в целом. Это наблюдается у многих более высоко организованных Metazoa, у которых полярность бластомеров обусловлена иными причинами (см. ниже). Оба типа полярности представлены и у Volvox, колонии которого обладают хорошо выраженной морфологически и физиологически переднезадней полярностью и в то же время состоят из поляризованных жгутиконосных клеток.

Прямая материальная преемственность между полюсами яйца, бластулы, гаструлы и планулы установлена также у *Geryonia* (Maas, 1908), *Eudendrium racemosum* (Mergner, 1957), *Hydractinia echinata*, *Phialidium gregarium*, *Aglaantha digitale*, *Nanomia cara* и *Muggioea atlantica* (Freeman, 1980, 1983), причем полюс редукционных телец и врезающейся борозды становится полюсом гаструляции (т. е. вегетативным полюсом), задним концом планулы и оральным концом полипа. Иными словами, по крайней мере у части Гидроидов эти отношения имеют стабильный характер. Они сходны с таковыми у Ctenophora (см. ниже) и резко отличны от таковых большинства Bilateria.

В тех случаях, когда развитие зародышей протекает внутри прикрепленных гонифоров, бластомеры часто образуют более компактную группу, дробление становится еще менее правильным и завершается образованием морулы (например, у *Tubularia mesembryonarium* и *Clava squamata*), а при наличии большого количества желтка (у *Eudendrium*) дробление становится неполным.

Беспорядочное расположение бластомеров наблюдается иногда и при свободном развитии в морской воде, причем зародыши *Oceania armata* под влиянием случайных внешних причин легко распадаются на отдельные фрагменты, из которых затем формируются нормальные планулы. Высокая регулятивная способность проявляется и в развитии других Гидроидов: бластомеры *Clytia*, изолированные на 16-клеточной стадии, способны развиться в миниатюрную личинку. Однако у *Aglaantha*, дробление которой можно отнести к специализированному радиальному типу (см. ниже), регулятивная способность более ограничена (Freeman, 1983).

Итак, характерными чертами тетраэдрического дробления являются следующие: бластомеры обладают большой автономностью, подвижностью и своей собственной полярностью, а единая полярность зародыша во время дробления отсутствует или выражена слабо. В расположении бластомеров наблюдаются значительные индивидуальные вариации, наиболее постоянным признаком является 4-клеточная стадия в форме тетраэдра.

Тетраздрическое дробление представлено не только у Cnidaria. Близкие формы дробления наблюдаются у некоторых Губок. Так, у *Spongilla* на 4-клеточной стадии бластомеры образуют тетраэдр, а на 8-клеточной располагаются как при спиральном дроблении (Wierzejski, 1935; Saller, Weissenfels, 1985). Стадия тетраэдра отмечена дроблениями (Wierzejski, 1935; Saller, Weissenfels, 1985). Стадия тетраэдра отмечена также у *Chalinula fertilis* (Maas, 1893), *Ephydatia fluviatilis* (Brien, Meewis, 1938) и *Hali-sarca dujardini* (Короткова, Гресковский, 1984), а у *Axinella* и *Muxilla* после 3-го (экваториального) деления один квартал бластомеров смещается относительно другого, как при псевдоспиральном дроблении (Maas, 1893). Однако чаще дробление *Demospongia* характеризуют как беспорядочное.

Радиальное дробление

Радиальное дробление широко распространено у Deuterostomia, но встречается и у Книдарий. В своей, так сказать, идеальной форме оно представлено у Голотурий (рис. 15): два первых деления проходят в меридиональном направлении под прямым углом друг к другу, 3-е — в экваториальном, 4-е деление снова меридиональное, 5-е — широтное. На стадии 32 бластомеров клетки располагаются восемью меридиональными рядами и четырьмя горизонтальными венцами. Во время дробления зародыш обладает строгой радиальной симметрией, ось которой совпадает с первичной осью яйца. Каждый бластомер (кроме располагающихся на полюсах) контактирует с четырьмя соседними. Пользуясь терминологией, предложенной для описания дробления Мещеряковым и Белоусовым, можно сказать, что радиальное дробление характеризуется степенью связности 4 и ортогональной (неплотной) укладкой бластомеров.

Чередование меридиональных и широтных делений при радиальном дроблении очень хорошо согласуется с правилами Гертвига. После первых двух меридиональных делений получается 4 бластомера, несколько вытянутых по направлению оси полярности яйца. Поэтому при подготовке к 3-му делению митотические веретена занимают в них вертикальное положение и бластомеры делятся в экваториальной плоскости. Однако если бы правильное чередование меридиональных и широтных делений продолжалось очень долго, зародыш должен был бы принять форму полого, открытого на обоих полюсах цилиндра. В действительности же этого не происходит, и имеющиеся на ранних стадиях дробления полярные отверстия вскоре замыкаются. „Осферивание“ зародыша *Synapta* достигается отчасти тем, что при переходе к стадии 64 бластомеров в двух полярных венцах клетки делятся в широтном направлении, а в экваториальных — в меридиональном (Runnström, 1929). Возможно, происходит и некоторое перераспределение клеток.

Более специализированная нивариантная форма радиального дробления наблюдается у Морских ежей (рис. 16) — при переходе от 8-клеточной к 16-клеточной стадии: животные клетки делятся в меридиональном направлении, а вегетативные — в широтном и очень неравномерно. В результате на 16-клеточной стадии различается

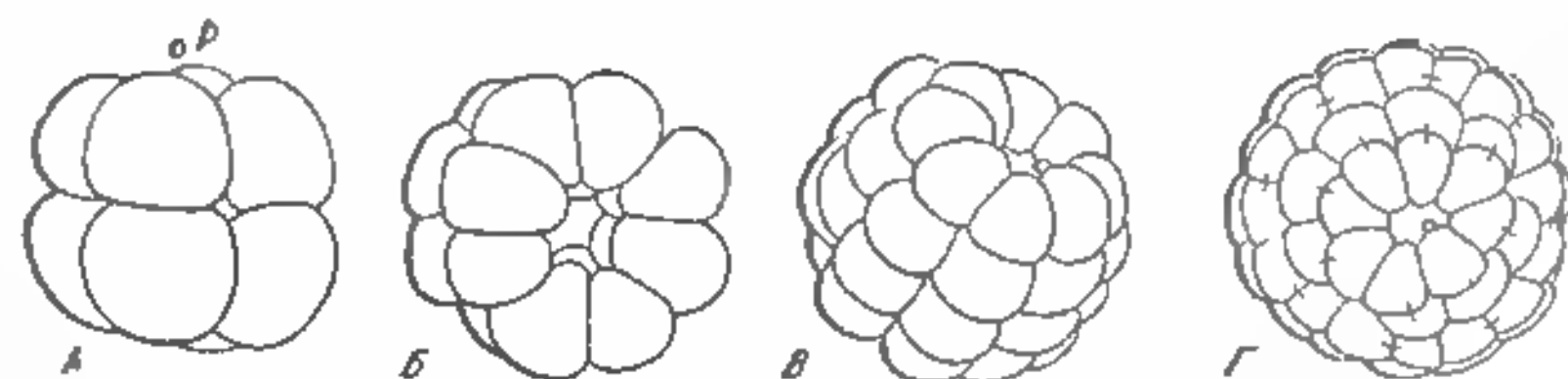


Рис. 15. Дробление яйца Голотурии *Leptosynapta inhaerens* (по: Runnström, 1927).
А—Г — стадии 4, 8, 16 и 64 бластомеров. р — репродуктивное тельце.

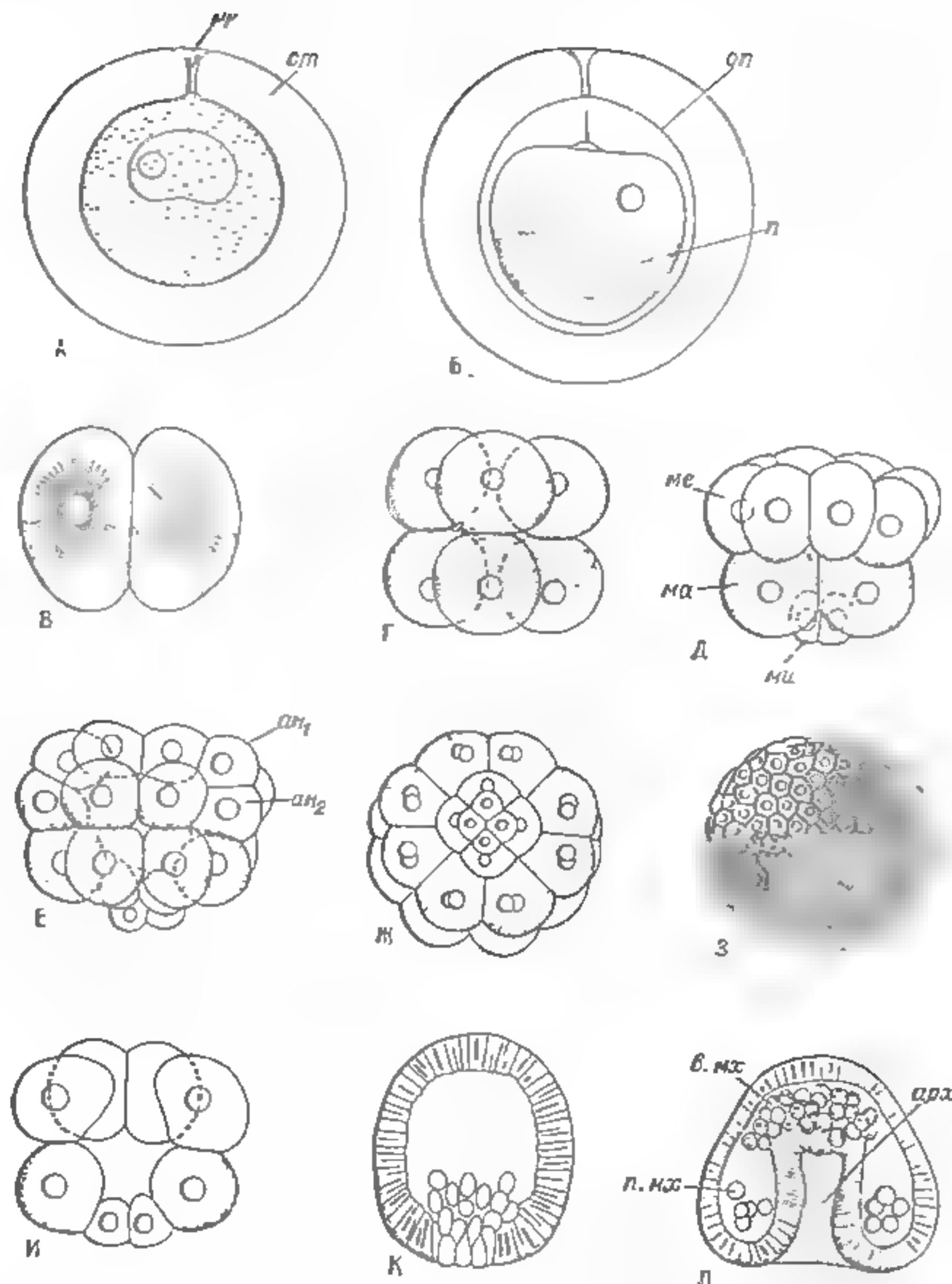


Рис. 16. Развитие яйца Морского ежа *Paracentrotus lividus* (по: Boveri, 1901).

А — ооцит; Б — яйцо сразу после оплодотворения; В—Е — стадии 2, 8, 16 и 20 бластомеров сбоку; Ж — стадия 32 бластомеров с вегетативного полюса; З — бластула; И, К, Л — стадия 64 бластомеров, начало и конец гаструляции на оптическом разрезе. ан₁ и ан₂ — два венца животных клеток, ве — вегетарий, анх — архентерон, омх — вторичная мезенхима, ма — макромер, ме — мезомер, ми — микромер, мк — микропиле, оп — оболочка оплодотворения, п — пигментный пояс, пмх — первичная мезенхима, ст — студенистая оболочка.

животный венец из восьми клеток среднего размера (мезомеров), четыре экваториальных макромера, в которые попадает почти весь пигмент, и четыре вегетативных микромера (рис. 16, Г). Эти три типа клеток различаются не только по своему положению, размерам и содержанию пигмента, но и по перспективному значению: после гаструляции из мезомеров развивается эктодерма, из микромеров — первичная

мезенхима, а макромеры дают архентерон (т. е. энтодерму, целомическую мезодерму и вторичную мезэнхиму — рис. 16, А; Hörstadius, 1939). К концу дробления различия в размерах клеток сглаживаются, так как дробление перестает быть синхронным, но на стадии бластулы хорошо различается пигментированный пояс (рис. 16, Б). Неравномерность 4-го деления у Морских ежей не может быть объяснена неравномерным распределением желтка (так как яйца изолецитальные) или пигмента (поскольку последнее может быть изменено центрифугированием без нарушения хода дробления), а зависит от каких-то других элементов организации яйца (может быть, кортикальным слоем).

По предположению Дана (Dan, 1984), во время 4-го деления митотические веретена вегетативных бластомеров прикреплены вегетативным концом к кортексу. Из-за этого веретена занимают эксцентрическое положение и в формирующиеся на вегетативном полюсе микромеры попадает только перинуклеарная цитоплазма, не содержащая желтка, но богатая РНК.

В результате деления микромеров образуются клетки, которые мигрируют в бластоцель в самом начале гаструляции (первичная мезенхима) и рано начинают формировать спилкулы личиночного скелета. При обработке яиц Морских ежей натрисовой солью лауриловой кислоты микромеры не образуются; вместо этого на 16-клеточной стадии получают два венца по 8 бластомеров в каждом. У таких зародышей спилкулы отсутствуют, а кишечник имеет неправильное строение. Эти дефекты Дан трактует как результат нарушения процесса ооплазматической сегрегации: специфическая цитоплазма, необходимая для активации группы генов, контролирующей спилкулообразование, не концентрируется в микромерах, а равномерно распределяется между восемью вегетативными клетками и смешивается с цитоплазмой, обычно попадающей в макромеры.

От типичной для большинства морских ежей схемы отличается дробление *Eucidaris tribuloides*: связывающий бластомеры гвальный слой отсутствует, различия в размерах микро-, мезо- и макромеров выражены неясно, количество микромеров варьирует, первичная мезенхима не образуется. Все эти особенности раннего развития *Eucidaris* трактуются как примитивные (Schroeder, 1981).

У многих других Иглокожих (Морских звезд, некоторых Голотурий, Офиур и Морских лилий) дробление не отличается большой правильностью. Кроме того, во всех классах Иглокожих (кроме Морских ежей) известны случаи неполного дробления, приближающегося к поверхностному типу.

Дробление Иглокожих обычно относят к регулятивному типу, но в действительности способность к регуляции у этих животных не очень велика. При изоляции двух первых бластомеров Морского ежа каждый из них прорастает в частичное дробление (т. е. дробится не как целое яйцо, а как его часть), но из них нередко развиваются два почти нормальных плутеуса (Hörstadius, 1928). Труднее получить нормальных личинок из разъединенных бластомеров 4-клеточной стадии, а если на стадии 8 бластомеров отделить четыре апикальные клетки от четырех вегетативных, полная регуляция невозможна (Uebisch, 1933, 1960). При сращивании двух зародышей на стадии 16 бластомеров получить гармоническое целое удается только в том случае, если ось полярности обоих зародышей располагаются почти параллельно и имеют одинаковое направление (Hörstadius, 1928).

У Морской звезды *Asterina pectinifera* первичная полярность яйца (которая является и апикально-вегетативной) после 1-го деления переходит к двум дочерним бластомерам. Как показали опыты Куранси и Осанаи (Kuraishi, Osanai, 1988), если один бластомер присоединить к другому так, чтобы его апикально-вегетативная ось была перевернута, развивается гаструла с двумя бластопорами, а потом личинка с удвоенным задним концом.

Позднее апикально-вегетативная полярность характеризует зародыш в целом.

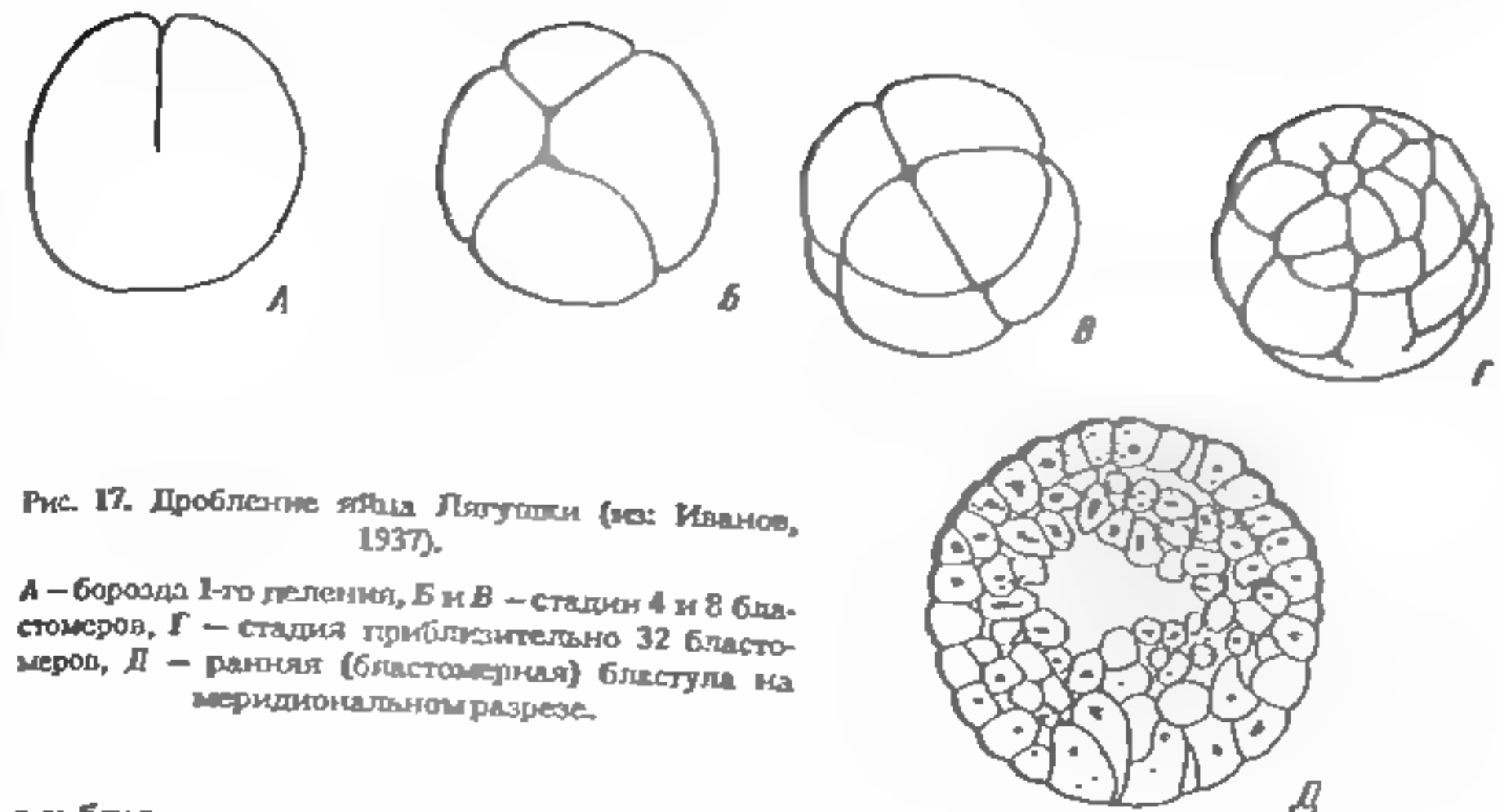


Рис. 17. Дробление яйца Лягушки (из: Иванов, 1937).

А — борозда 1-го деления, Б и В — стадии 4 и 8 бластомеров, Г — стадия приблизительно 32 бластомеров, Д — ранняя (бластомерная) бластула на меридиональном разрезе.

а у бластомеров возникает собственная полярность, которая не является выражением их индивидуальности (как у Княдарий), а обусловлена положением бластомера в составе зародыша. Наружная поверхность бластомеров является частью оолеммы яйца и отличается от возникшей в процессе цитотомии мембраны, покрывающей внутренние поверхности, которыми бластомеры контактируют друг с другом. Часто наблюдается и поляризованное расположение внутренних органелл. Так, в апикальной (наружной) части бластомеров *Asterina* находятся гранулы, окрашивающиеся нильским голубым, и большое количество микроворсинок; изолированные бластомеры всегда проходят параллельно апикобазальной оси (Kuraishi, Osanai, 1989). Так же хорошо выражена апикобазальная полярность у бластомеров Морских ежей; она долго сохраняется даже у изолированных клеток (Wolpert, Mercer, 1963; Nelson, Mc Clay, 1988; Schroeder, 1988), но полярность целого зародыша над ней преобладает. В яйцах теллецитального типа радиальное дробление становится неравномерным: на апикальном полюсе образуются более мелкие клетки, а на вегетативном более крупные, но так как размеры клеток убывают от одного полюса к другому постепенно, термины „микромеры“ и „макромеры“ в этом случае не употребляются. По мере увеличения количества желтка направление борозд дробления утрачивает правильность, деление крупных вегетативных клеток запаздывает, что подготавливает переход к дискоидальному дроблению. В крупных яйцах Миног, Осетровых рыб и Амфибий рано начинается периклиналиное деление клеток, но бластоцель сохраняется, так что образуется целобластула с многослойной стенкой (рис. 17).

В радиальном дроблении некоторых Bilateria проявляются первые признаки билатеральной симметрии. Так, у *Saccoglossus kowalewskii* (Enteropneusta) путем прижизненного окрашивания одного из первых двух бластомеров установлено, что каждый из них в норме дает только левую или правую половину тела, т. е. что плоскость 1-го деления яйца совпадает с сагиттальной плоскостью взрослого животного (Colwin, Colwin, 1951). У Ланцетника билатеральная симметрия проявляется также в некоторой неравномерности дробления — на стадии 8 бластомеров 4 вегетативные клетки немного крупнее апикальных, а из них две передние крупнее задних (Colklin, 1932). Дробление Асцидий уже с полным правом причисляется к билатеральному типу (см. ниже).

Интересно, что различные формы радиального дробления встречаются даже

у таких примитивных животных, как Губки и Книдарии. В частности, очень близко к радиальному типу стоят начальные стадии дробления *Sycon* и *Amphisbetia* (см. рис. 4 и 12).

Специализированное радиальное дробление наблюдается и у Трахимедузы *Aglantha digitale*. В яйце *Aglantha* эктоплазма и эндоплазма разграничены очень резко. Первые два деления меридиональные и врезающиеся с одного полюса, 3-е деление широтное и неравномерное, так что образуются 4 микромера и 4 макромера (см. рис. 13, О, П). Микромеры располагаются на стороне, противоположной месту зарождения врезающихся борозд, и почти не содержат эндоплазмы. Потом микромеры делятся в меридиональном направлении, а макромеры — в широтном и опять неравномерно, так что в экваториальной части зародыша оказываются 4 крупные клетки (как на стадии 16 бластомеров у Морских ежей). Дальше проследить дробление не удалось, но с помощью прижизненного окрашивания установлено, что микромеры дают эктодерму. Если на 8-клеточной стадии отделить микромеры от макромеров, то из них образуется компактная группа клеток с ресничками, а из макромеров — личинка со слабо развитой эктодермой. Все это показывает, что дробление *Aglantha* в отличие от других Нудизоев имеет детерминированный характер (Freeman, 1983).

Дисимметричное дробление

Этот тип дробления представлен только у *Stenophora* и называется так потому, что в нем проявляется свойственное взрослым Гребневику сочетание двулучевой и осеволучевой симметрии. Однако считать его специализированным вариантом радиального дробления нельзя, так как после двух меридиональных делений следуют деления, которые не являются ни меридиональными, ни широтными.

В яйцах Гребневиков различается поверхностный слой гомогенной эктоплазмы и внутренняя эндоплазма, содержащая желток. У *Beroë ovata* эктоплазма светится в темном поле зеленоватым светом (Spek, 1926); по данным Реверберн (Reverber, 1966, 1971), в ней содержится много митохондрий. Получившийся в результате объединения пронуклеусов синкарион лежит в эктоплазме, иногда на значительном расстоянии от редукционных телец. Полюс синкариона Коршельт и Гейдер называли вегетативным, так как позднее здесь образуется бластопор, а Реверберн, исходя из организации самого яйца, — анимальным, но мне представляется более правильным признать, что полюс редукционных телец, у которого лежит ядро, становится у Гребневиков оральным, т. е. вегетативным (Иванова-Казас, 1992).

Перед началом дробления ядро сохраняет свое эксцентрическое положение, к нему стягивается эктоплазма, и здесь появляется врезающаяся меридиональная борозда деления (рис. 18). Это деление рассекает яйцо в сагиттальной плоскости. Сходным образом протекает и 2-е деление, но уже во фронтальной плоскости. При 3-м делении митотические веретена располагаются наклонно, причем оральный конус каждого веретена лежит ближе к медианной плоскости, а аборальный отклоняется в сторону. Кроме того, это деление не вполне равномерно, почему на будущем оральном полюсе зародыша оказываются 4 более крупных бластомера, примыкающих к медианной плоскости (их обозначают буквой М), а 4 бластомера несколько меньших размеров (Е) лежат ближе к аборальному полюсу двумя парами, отодвинутыми от медианной плоскости (рис. 18, В).

После 3-го деления эктоплазма скапливается на аборальной стороне бластомеров, что, по-видимому, означает смену их физиологической полярности. Борозды 4-го деления тоже имеют врезающийся характер и зарождаются на наружной стороне

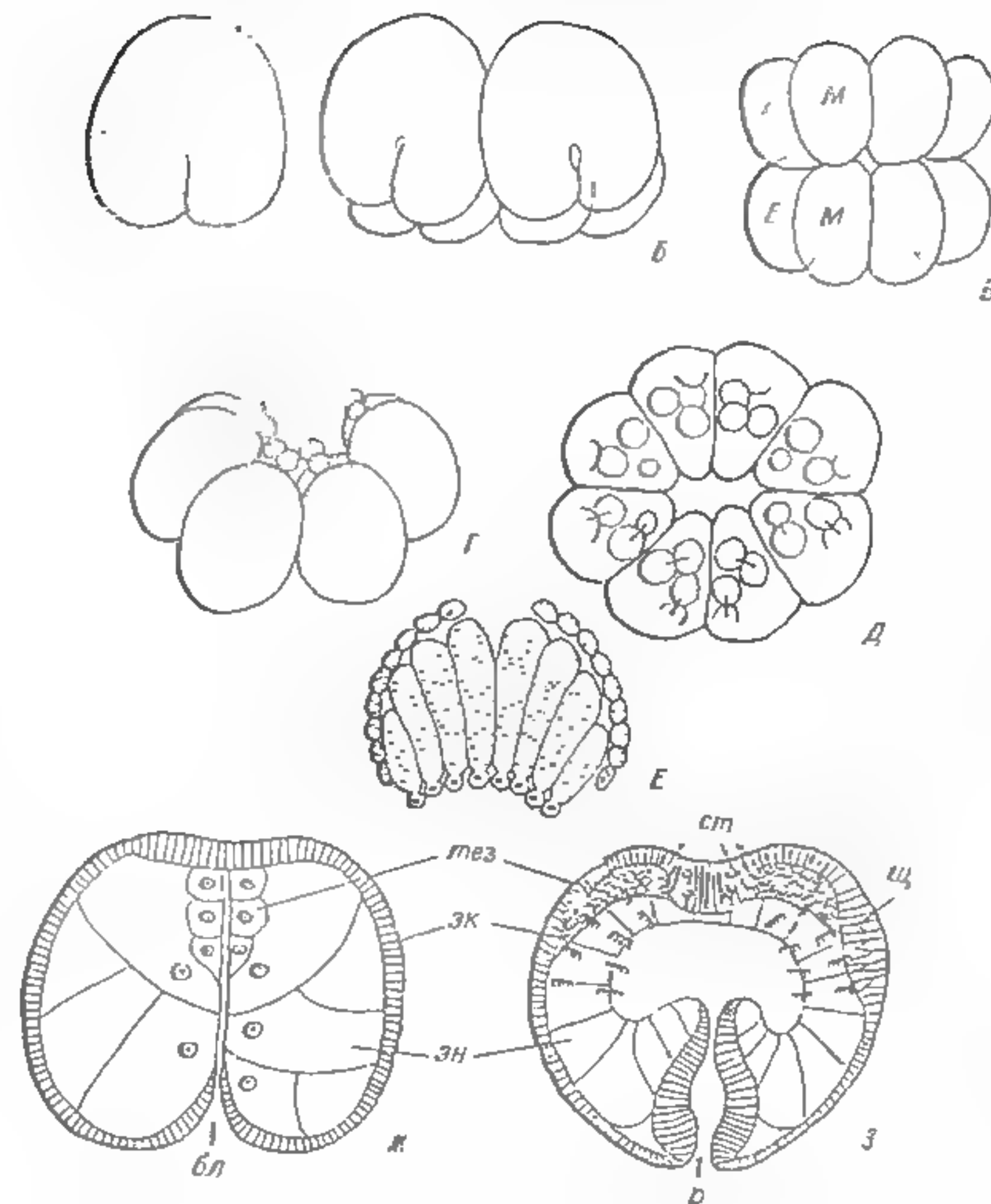


Рис. 18. Развитие Гребневиков (по: Korschelt, Heider, 1936).

А — врезающаяся борозда 1-го деления, Б — борозда 3-го деления, В — стадия 8 бластомеров, Г — выделение 1-го октета микромеров (вид сбоку), Д — выделение 2-го октета микромеров (вид с полюса), Е — отделение мезодермальных микромеров, Ж — конец гаструляции, З — поздний зародыш, бл — бластопор, мез — мезодерма, р — рот, ст — статолит, щ — зачаток щупальца, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

бластомеров. Это деление очень неравномерное и приводит к образованию октета (восьмерки) макромеров и октета микромеров (последние обозначаются в зависимости от их происхождения как m^1 и e^1). Микромеры лежат на аборальной стороне зародыша и содержат почти исключительно эктоплазму (рис. 18, Г). При 5-м делении обособляется 2-й октет микромеров ($4m^2$ и $4e^2$), после чего латеральные макромеры отделяют от себя еще по микромеру ($4e^3$). Таким образом, от аборальных концов макромеров отделяется в общей сложности 20 микромеров (два с половиной октета), которые представляют собой зачаток эктодермы и содержат почти всю эктоплазму. Концентрация эктоплазмы в микромерах происходит благодаря ее активному перемещению при 4, 5 и 6-м делениях, в чем проявляется сегрегационная функция дробления. Сами микромеры тоже делятся, так что на аборальном полюсе образуется

обычно правильного чередования декситропных и леотропных делений представляются большой интерес, но остаются не вполне ясными. По мнению Геррье (Guerrier, 1971), спиральное дробление обусловлено спиральной организацией кортикального поля.

Ряд экспериментальных исследований дробления Брюхоногих моллюсков дали возможность сформулировать гипотезу, иначе объясняющую это явление (см.: Мещеряков, Белоусов, 1978). В основе этой гипотезы лежат два наблюдения: 1) митотические веретена при дроблении *Lymnaea* располагаются не просто по длине бластомера, как того требует правило Гертвига, а приблизительно параллельно длинной оси его наружной поверхности и ребру родства (т. е. границе с сестринской клеткой, полужившей при предыдущем делении); 2) при первых 3 делениях дробления (позднее члвшейся при предыдущем делении) клетки испытывают винтообразную деформацию: они перегибаются по оси веретена в декситропном направлении. Эта деформация обусловлена тем, что входящие в состав сократимого кольца цитотомии микрофиламенты располагаются не строго перпендикулярно к оси веретена, а под некоторым углом. Этот первоначальный поворот инвариантен и при всех делениях декситроплен при декстральном типе спирального дробления и леотропен при синистральном типе дробления. В конце цитотомии часто наблюдается обратный поворот (частичное раскручивание клетки).

При 2-м делении дробления митотические веретена вначале занимают горизонтальное положение; поэтому скручивание бластомеров, декситропное по отношению к оси веретена, является леотропным по отношению к анимально-вегетативной оси зародыша, что определяет леотропный характер 2-го деления у большинства *Spiralia*. Особенно же важное значение имеют процессы, разыгрывающиеся при 3-м делении спирального дробления квартетного типа. Первые 4 бластомера слегка вытянуты в анимально-вегетативном направлении, и веретена занимают в них более или менее вертикальное положение. В соответствии с правилом — чем длиннее тело, тем легче оно поддается скручиванию, — они испытывают особенно сильный первоначальный поворот, который увлекает в декситропное положение и митотические веретена, а обратный поворот у них выражен слабо. В результате вновь формирующиеся клеточные границы занимают наклонное (леотропное) положение. Существенно, что при 3-м делении продольные оси бластомеров параллельны оси полярности яйца; именно поэтому декситропный характер деформации бластомеров определяет декстральный характер всего последующего дробления; у форм с синистральным дроблением наблюдаются обратные отношения.

При следующем (4-м) делении цитоплазматические деформации выражены слабее и не оказывают влияния на положение митотических веретен, которые ориентируются параллельно ребрам родства, т. е. леотропно. С этого момента устанавливается обычное чередование декситропных и леотропных делений.

Однако описанный „механизм спиральности“ не является, по-видимому, универсальным — ведь даже у многих Моллюсков спиральное расположение бластомеров достигается их постмитотическим перемещением.

При спиральном дроблении часто наблюдается закономерная асинхронность двух типов. 1-й тип асинхронности состоит в том, что клетки разных венцов делятся не одновременно, — например, сначала отделяется 2-й квартет микромеров, и только после этого делятся микромером 1-го квартета. Асинхронность 2-го типа проявляется в том, что деление бластомеров в квадранте *D* происходит раньше, чем в других квадрантах; такая асинхронность отражает большое морфогенетическое значение этого квадранта.

Спиральное дробление представлено несколькими различными модификациями. Наиболее распространенным является квартетное спиральное дробление, которое свойственно Polycladida, Nemertini, Echiurida, Kamptozoa, Sipunculida, Mollusca и

Annelida (эти группы объединяют под названием *Spiralia*); а так как при этой форме дробления большое морфогенетическое значение имеет бластомер 4*d*, ее называют также спиральным 4*d*-дроблением (*Spiral-Quartet-4d-Rurchung* у немецких авторов). Мы рассмотрим ее более подробно.

В учебных руководствах обычно сообщается, что 2 первых деления проходят при спиральном дроблении в меридиональной плоскости, 3-е деление декситропное, 4-е — леотропное, а дальше декситропные и леотропные деления чередуются (это называемая декстральная форма дробления). Однако у некоторых Брюхоногих моллюсков (например, у *Lymnaea peregra*) дробление может идти как по декстральному, так и по синистральному типу, при котором 3-е деление леотропно, 4-е декситропно и т. д. При этом из яиц, дробящихся по синистральному типу, развиваются моллюски не с обычной правозакрученной раковиной, а с левозакрученной. Оба альтернативных варианта развития зависят от генотипа матери; откладка яиц с синистральным дроблением является рецессивным признаком.

Сходный энантиоморфизм дробления обнаружен и у некоторых Бескишечных гурбеллярий (Гурезва, 1985). Следует, однако, заметить, что спиральный характер дробления проявляется иногда еще при 1-м делении яйца — у Полихеты *Sabellaria* и многих Моллюсков (*Crepidula*, *Panassa*, *Dentalium*, *Mytilus*, — см.: Conklin, 1897; Guerrier, 1971), а 2-е деление, как правило, имеет более или менее ясно выраженное леотропное направление. Поэтому получающиеся 4 бластомера лежат не строго в одной плоскости, а образуют как бы сплюснутый по главной оси зародыша тетраэдр: два из них (*A* и *C*) несколько сдвинуты к анимальному полюсу, где, соприкасаясь, образуют полярную борозду (спайку), а два других (*B* и *D*) сходным образом контактируют на вегетативном полюсе.

Первые 4 бластомера и клетки, получающиеся в результате деления каждого из них, называются квадрантами. Если эти бластомеры имеют одинаковые размеры, дробление называют гомоквадрантным (рис. 20), но часто один из них (обычно обозначаемый буквой *D*) отличается более крупными размерами и дробление называют гетероквадрантным (рис. 21). Гетероквадрантность объясняется тем, что в вегетативной части яйца содержится особая полярная плазма, которая при 1-м делении целиком переходит в бластомер *CD*, а при 2-м делении в *D*. У некоторых Полихет (*Sabellaria*, *Chaetopterus*, *Autolitus*, *Myzostomum*) и Моллюсков (*Dentalium*, *Panassa*, *Pecten*, *Mytilus*, *Ostrea* и др.) эта полярная плазма перед первым делением яйца выпячивается в форме полярной лопасти, так что зародыш некоторое время состоит из 3 связанных друг с другом шаров (стадия „трилистника“ — см. рис. 2, *D*), а потом вливается в один из бластомеров. То же происходит и при 2-м делении. Малахов и Медведева (1987) отмечают, что дробление с образованием полярной лопасти является характерным признаком Двустворчатых моллюсков из отрядов Pectinida и Mytilida, а у представителей других отрядов она не формируется. Образование полярной лопасти является, по-видимому, приспособлением, облегчающим неравномерное распределение каких-то компонентов цитоплазмы. Механизм ее формирования сходен с механизмом цитотомии — сначала появляются микротрубочки, ориентированные по направлению выпячивания цитоплазмы, а затем — концентрические пучки микрофиламентов, сужающие шейку лопасти (Conrad, Williams, 1974).

При гетероквадрантном дроблении без образования полярной лопасти неравномерность первых делений гетероквадрантного дробления является следствием эксцентрического положения митотического веретена (у Пиявки *Clepsine*, — Schleip, 1914) или его гетерополярности (у Олигохеты *Tubifex*, — Penners, 1922, и у Моллюсков *Unio* и *Barnea*, — Raven, 1958).

Неравномерность 3-го и последующих делений связана с концентрацией желтка в вегетативной половине яйца. При 3-м делении образуется 1-й квартет микромеров

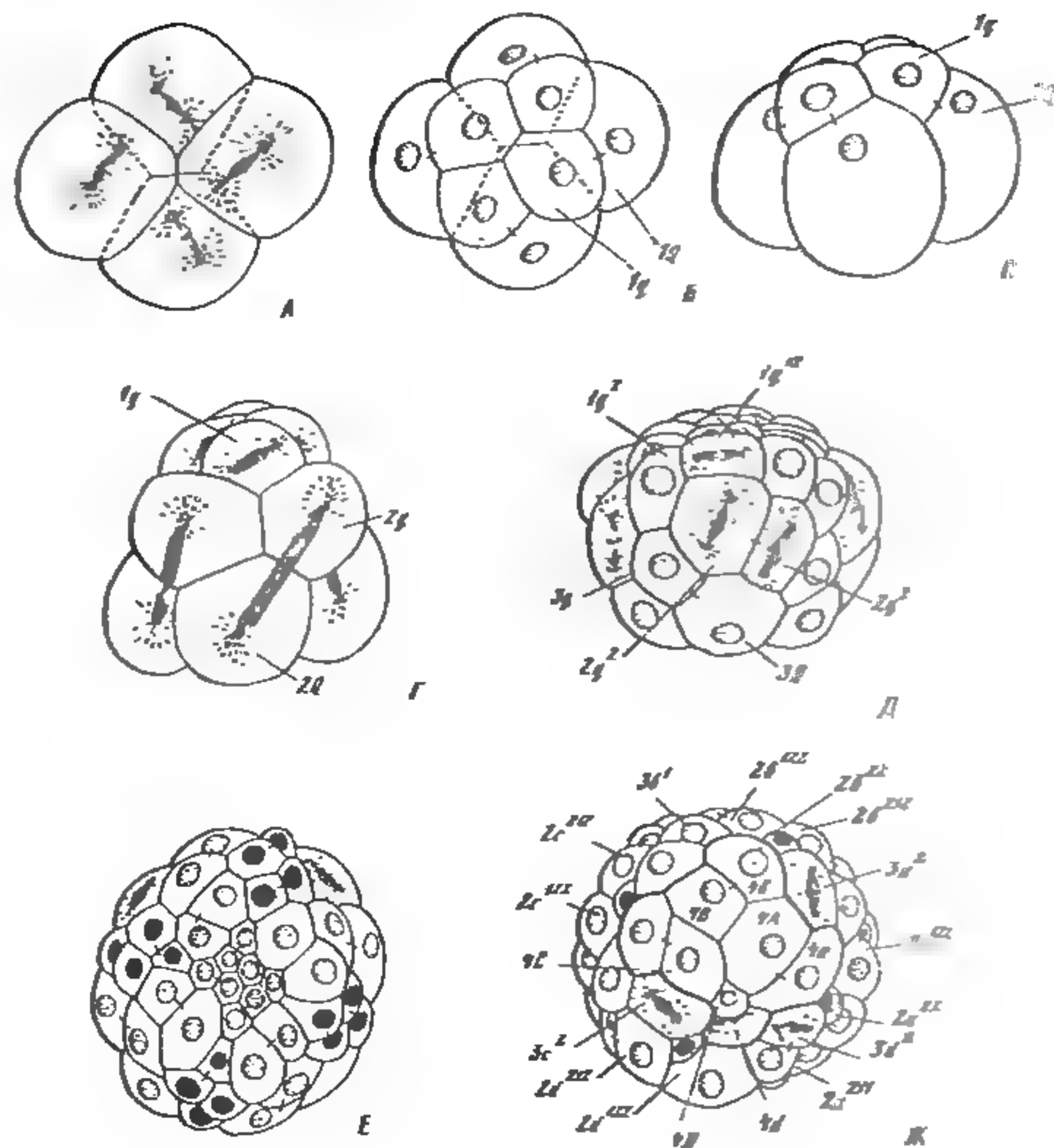
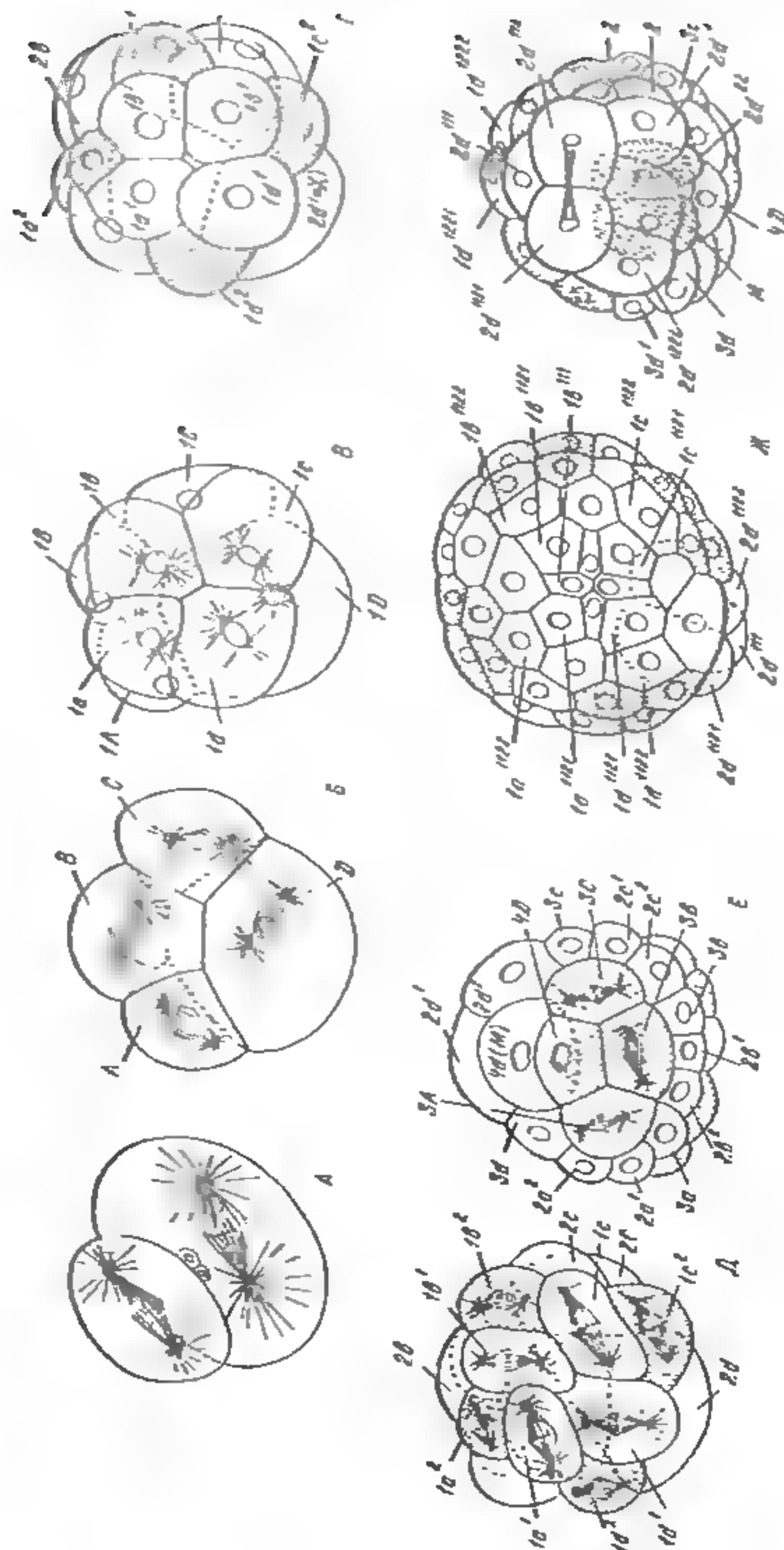


Рис. 20. Гомоквадрантное спиральное дробление *Trochus* (по: Robert, 1962).

А и Б — стадии 4 и 8 бластомеров с анимального полюса, В и Г — стадии 8 и 12 бластомеров сбоку, Д — стадия 32–44 бластомеров сбоку, Е — стадия 64 бластомеров с анимального полюса, Ж — стадия 81 бластомера с вегетативного полюса.

(1a, 1b, 1c и 1d), при 4-м делении образуется 2-й квартал микромеров (2a, 2b, 2c и 2d), а микромеры 1-го квартала делятся на клетки 1a¹–1a², 1b¹–1b² и т. д. (экспонент 1 приходится клетке, лежащей ближе к анимальному полюсу; генеалогия бластомеров и их перспективное значение показаны на рис. 19). Обычно к концу дробления успевает обособиться 3–6 кварталов микромеров (чаще 4). При гетероквадрантном дроблении заключенная в бластомере D полярная плазма попадает в микромеры 2d и 4d, которые поэтому отличаются от остальных микромеров своего квартала более крупными размерами (в этом проявляется сегрегационная функция спирального дробления). Эти клетки играют особенно важную роль в развитии и поэтому получили название соматобластов. Оба соматобласта обособляются путем леотропного



Результаты этих опытов с искусственным уравниванием 1-го деления при гетероквадрантном дроблении имеют двойной смысл. С одной стороны, они показывают большое значение оплазматической сегрегации, так как присутствие каких-то компонентов полярной плазмы детерминирует бластомеры как соматобласты 2d и 4d, а с другой стороны, эти соматобласты оказывают организующее влияние на остальные клетки, что и приводит к удвоению органов. Следует отметить, что это влияние не распространяется на такие личиночные органы, как прототрох и султанчик, которые развиваются путем самодифференцировки. Иными словами, наряду с ранней детерминацией бластомеров наблюдаются и взаимодействия между ними.

Первоначально предполагалось, что в полярной лопасти содержатся какие-то специфические „органобразующие вещества“, теперь речь идет об „экспрессируемых молекулах“, модифицирующих экспрессию генов в тех бластомерах, в которые они попадают в процессе дробления. Точнее определить природу этих веществ пока не удалось. Чисто внешне полярная лопасть у разных видов выглядит по-разному. У *Tubifex* и *Dentalium* она состоит из совершенно прозрачной плазмы и содержит много митохондрий (Weber, 1956; Reuter, 1969), а у *Hydra* она заполнена желтком. Путем центрифугирования яиц до начала дробления можно нарушить распределение веществ, так что в полярную лопасть попадают вещества, тем не менее у *Polychaeta Chaetopterus* и Моллюска *C. tingis* последующее развитие протекает нормально. Поэтому Катер (Cather, 1971) предполагает, что доминирующая роль полярной плазмы и вообще квадранта D в раннем развитии связана с тем, что в этом квадранте находится „уникальная“ часть вегетативного кортикального поля.

В пользу этой точки зрения свидетельствуют наблюдения Домана и Дюма (van Dohmen, Mey, 1977), которые обнаруживали, что у Брюхоногих моллюсков *Buccinum* и *Nassarius* часть вегетативной поверхности яйца, соответствующая полярной лопасти, отличается от остальной поверхности по строению и расположению микромеров, а у *Spiridula* — складчатостью. На стадиях оогенеза эта область находится в контакте с фолликулярными клетками, из чего авторы заключают, что специфические свойства кортикального слоя возникают под влиянием окружающих структур яичника.

По мнению Дэвидсона (Davidson, 1990), в полярной лопасти *Hydra* содержится синтезированный матерью регуляторный белок, который приводит в действие специфическую программу генной активности, необходимую для реализации потенций квадранта D. С другой стороны, имеются данные, свидетельствующие о том, что морфогенетическое значение полярной лопасти у *Tubifex* связано с присутствием в ней актиновых микрофиламентов (см.: Исасава, 1994).

При гетероквадрантном дроблении плоскость билатеральной симметрии уже становится очевидной на стадии 4 бластомеров, так как бластомер D приблизительно соответствует дорсальной стороне тела. Окончательно определяется плоскость симметрии после обособления обоих соматобластов, которые выделяются леотропным делением и попадают в борозду между макромерами C и D. Если же полярную лопасть удалить, дробление *Dentalium* уподобляется гомоквадрантному — различия в ритме и направлении делений у бластомеров из разных квадрантов исчезают, и зародыш долго остается радиально-симметричным (van Dongen, Geilenkirchen, 1975).

Обсуждая проблему детерминации дорсовентральной оси у *Spiralia*, Герье (Guétiér, 1971) приводит факты, свидетельствующие о том, что у *Bivalvia* (для которых характерно гетероквадрантное дробление) бластомер D всегда располагается на стороне, противоположной месту входа сперматозоида. По собственным экспериментам этого автора показывают, что положение бластомера D, а следовательно, и дорсальной стороны тела, можно изменить, если сдвигиванием или центрифугированием изменить направление митотического веретена 1-го деления. В аналогичных опытах с яйцами *Polychaeta Sabella* митотическое веретено иногда располагалось по оси

полярности яйца, а 1-е деление соответственно проходило по экватору, причем полярная лопасть в результате оставалась вегетативной бластомером. Из этого можно заключить, что дефектные деления с нарушением предзадней оси, по без явных признаков билатеральности, в результате приводят к тому, что при гетероквадрантном дроблении симметрия зародыша завершается во время 1-го деления яйца.

У форм с гомоквадрантным дроблением направление 1-го деления никогда не соответствует направлению вегетативной оси, что, очевидно, связано с отсутствием в них полярной плазмы. Зародыши *Lymnaea*¹ и *Patella* до стадии 24 бластомеров сохраняют эту регулятивную способность (Mottill et al., 1973), тогда как у *Hydra* и *Planaria* различия между макромерами, так что один из них может быть убит на стадии 3D.

Проблема детерминации дорсовентральной оси при гомоквадрантном дроблении Брюхоногих моллюсков является предметом ряда исследований Арнольда с соавт. (Arnold et al., 1983) и Ван ден Биггелаара (Van den Biggelaar, 1993). У этих Моллюсков медная плоскость уже на ранних стадиях бластомеров (она совпадает с арктической полярной осью) располагается под прямым углом с вегетативной полярной осью (кой), но опосредованно с ней связана. Зародыш будет брюшной, а какая спинной, еще неизвестно. После 3-го деления микромерж в полость дробления исчезает и внутренние клетки приходят в соприкосновение с микромерами 1-го квартета. Дорсальная сторона 3D становится тот же самый микромер, который в силу случайных причин оказался в контакте с большим количеством микромеров 1-го квартета. Это подтверждается экспериментом с умерщвлением одного из микромеров 1-го квартета: если убит медиальный микромер, то дорсальным становится макромер противоположного квадранта, если же убит один из латеральных микромеров, то бластомер 3D становится макромером, примыкающим к убитому с леотропной стороны (Arnold et al., 1983). Таким образом, детерминация дорсовентральной оси происходит у Моллюсков с гомоквадрантным дроблением в результате межклеточных взаимодействий.

Сравнивая дробление более примитивных Гастропод (*Holothis*, *Trochus*, *Patella*) с таковым высших Opisthobranchia и Pulmonata, Ван ден Биггелаар (Van den Biggelaar, 1993) отмечает, что в процессе эволюции происходит переход от гомоквадрантности к гетероквадрантности, утрачивается синхронность дробления, происходит более раннее обособление бластомера 4d, а зависящая спецификация дорсовентральной оси осуществляется автономно.

Следует заметить, что на более поздних стадиях эмбриогенеза и во время метаморфоза развитие Моллюсков утрачивает детерминированный характер (Raven, 1958; Hess, 1962). Как уже упоминалось, это относится и к Аннелидам. По мнению Катера (Cather, 1971), сформирование трохофорной личинки происходит путем самодифференциации, а развитие взрослого животного — на основе взаимодействия клеток и тканей.

III других форм спирального дробления я упомяну здесь лишь его дуэтный вариант, который наблюдается у Бескишечных турбеллярий (*Ascoela*). Он отличается тем, что уже после 2-го (леотропного) деления зародыш состоит из двух макромеров и двух микромеров, после чего от макромеров к анимальному полюсу отделяются новые дуэты микромеров. У *Polychaeta* (Gardiner, 1895) микромеры 1-го дуэта сначала располагаются непосредственно над макромерами, а затем смещаются в борозды между ними, что напоминает псевдоспиральное дробление. У *Convoluta* и

¹ Хотя у Прудовика *Lymnaea* тоже имеется вегетативная полярная плазма, но она равномерно распределяется между всеми четырьмя квадрантами и явно не соответствует таковой при гетероквадрантном дроблении (Raven, 1958).

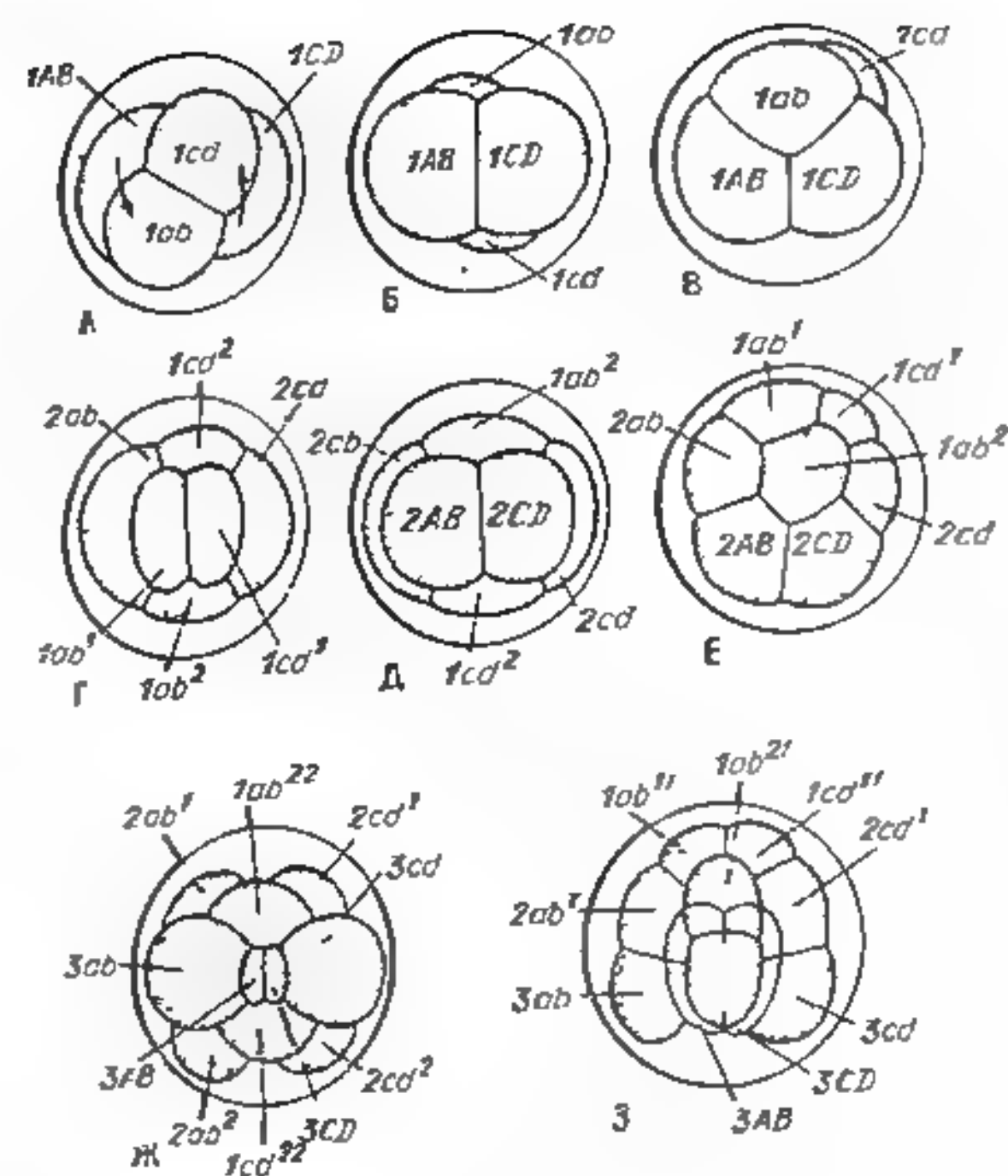


Рис. 23. Дробление и гаструляция у *Oligochoerus limporhynchus* (по: Ax, Dörjes, 1966).

А, Б и В — стадии 4 бластомеров с анимального полюса, вегетативного полюса и сбоку; Г, Д и Е — стадии 8 бластомеров в тех же положениях; Ж и З — стадии 16 бластомеров с вегетативного полюса и сбоку (макромеры погружаются внутрь). Сохранены авторские обозначения бластомеров.

Oligochoerus (Bresslau, 1909; Ax, Dörjes, 1966) 2-е деление имеет леотропное направление, почему микромеры сразу попадают на свое окончательное место (рис. 23). При 3-м делении (декситропном) обособляется 2-й дуэт микромеров, при 4-м — 3-й. Впоследствии за счет 1-го квартета микромеров образуется эпидермис и нервная система, за счет 2-го и 3-го — эпидермис и периферическая паренхима, а микромеры 4-го дуэта и макромеры дают внутреннюю массу клеток.

Существует еще одна форма спирального дробления, которую называют однолучевой (Богомолов, 1960), монетной (Costello, Henley, 1976) или сольной (Малахов, 1975, 1976а). Она характеризуется тем, что уже при 1-м делении образуется один макромер и один микромер, и дальше микромеры отделяются от макромера поодиночке. К этому типу можно отнести дробление некоторых Турбеллярий: *Mesostoma* и *Calipterhynchia* (Bresslau, 1909; L'Hardy, 1976). Иногда к этому типу ошибочно относят резко гетероквадрантное дробление некоторых Коловраток и Ракообразных.

Ортогональное дробление

Эта своеобразная форма дробления встречается только у представителей типа Tentaculata — у Брахиоподы *Lingula* (Yatsu, 1902) и у Мшанок *Membranipara* и *Bugula* (Регянов, 1879; Vigelius, 1886). Ортогональное дробление начинается как радиальное, но отличается от него тем, что 4-е деление происходит не по меридиану, а в плоскости,

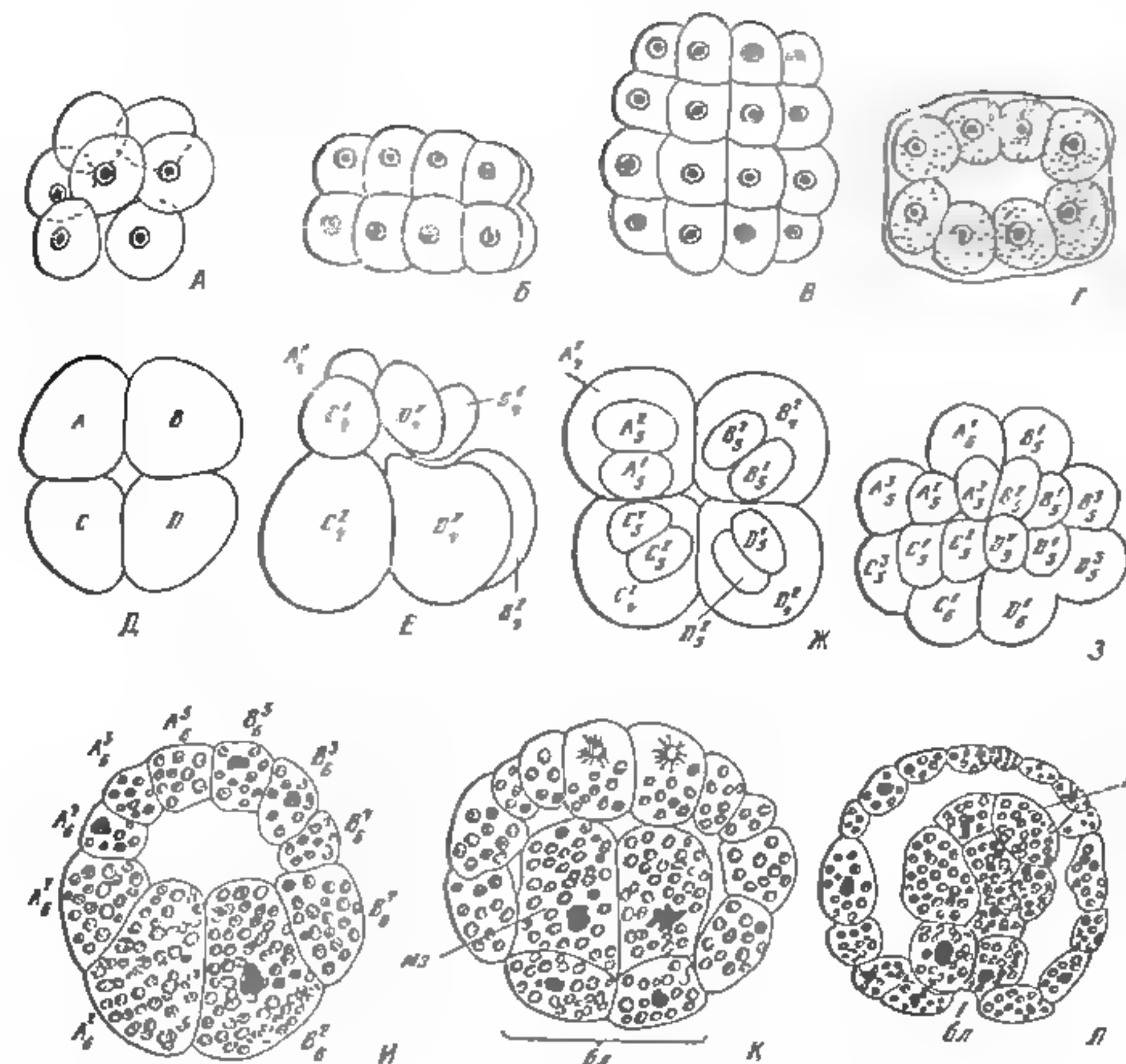


Рис. 24. Ранние стадии развития Мшанок.

А-Г — стадии 8, 16, 32 бластомеров и бластула *Bugula* (по: Vigelius, 1886); Д-З — стадии дробления; И — бластула; К и Л — гаструляция у *Flustrella* (по: Раче, 1906). бл — blastopore, мз — mesentoderm.

параллельной плоскости 1-го деления; сходным образом плоскость 5-го деления параллельна плоскости 2-го деления. Поэтому на стадии 32 бластомеров зародыш имеет форму четырехугольной двуслойной пластинки (рис. 24, А-Г). Дальше дробление становится неправильным.

Интересно, что в типе Tentaculata встречаются и другие варианты дробления. Так, дробление *Phoronida*, по одним данным, относится к радиальному типу (Emig, 1974, 1977; Herrmann, 1986), а по другим — к неспециализированному спиральному типу (Rattenbury, 1954). У Мшанки *Flustrellidra* дробление сходно со спиральным в том отношении, что на вегетативном полюсе имеются 4 макромера, от которых отделяются микромеры, но склонения митотических веретен не происходит (рис. 24, Д-Л); при этом расположение бластомеров настолько закономерно, что каждый из них может быть обозначен определенным индексом (Раче, 1906). Однако для суждения об эволюционных отношениях между разными типами дробления у Tentaculata пока нет достаточных фактических материалов.

Билатеральное дробление

Билатеральная симметрия, свойственная взрослым животным, проявляется в дроблении очень многих Bilateria, но особенно резко она выражена у Асцидий и у представителей типа Nematelminthes.

Как уже упоминалось, яйца Асцидий отличаются довольно сложной организацией; пространственное размещение разных компонентов цитоплазмы завершается в период подготовки к I-му делению яйца. Анимальную часть яйца занимает прозрачная цитоплазма, в вегетативной части располагается темная из-за присутствия желтка цитоплазма, в экваториальной области находится пигментированный (мезодермальный) серп, а напротив него — менее ясно выраженный нейротор (или 4 серп (см. рис. 6).

Дробление яйца *Styela partita* было изучено Конклином (Conklin, 1905a), который применил систему обозначения бластомеров, используемую до настоящего времени. Поскольку расположение и геналогия бластомеров на правом и левом полюсе зародыша идентичны, Конклин обозначал их одинаковыми буквами. Так, на 4-клеточной стадии два передних бластомера обозначаются буквой А, а два задних — буквой В. На 8-клеточной стадии эти обозначения сохраняются за вегетативными бластомерами, а анимальные обозначаются маленькими буквами а и б; кроме того, к ним прибавляются две цифры, первая из которых означает порядковый номер поколения, к которому принадлежит бластомер, а вторая — его положение в пределах квадранта (рис. 25).

Первые два деления яйца проходят, как при радиальном дроблении, в меридиональном направлении, 3-е — в экваториальном (рис. 25). На 4-клеточной стадии бластомеры уже не вполне равноценны — все они содержат материал будущей эктодермы, но два передних (обозначенных как А и А') содержат, кроме того, материал нейроторального серпа, а два задних (В и В') — материал мезодермы. Еще резче различается качество бластомеров на 8-клеточной стадии: четыре анимальных бластомера содержат светлую цитоплазму и дают в дальнейшем только эктодерму, из четырех вегетативных бластомеров два передних заключают в себе (помимо эктодермы) материал хорды и нервной трубки, а два задних — мезодерму. 4-е деление приблизительно меридиональное, но не вполне равномерное; в размерах и форме бластомеров ясно выражена билатеральная симметрия. Начиная с 5-го деления, билатеральная симметрия проявляется и в направлении делений. На стадии 64 бластомеров все зачатки уже полностью разделены: 32 анимальные клетки представляют эктодерму, а в вегетативной половине различаются 4 нейробласта, 4 хордобласта, 10 энтобластов и 14 мезобластов (рис. 25, Г).

Позднее геналогия бластомеров у разных видов Асцидий изучали многие авторы с применением разнообразных методик. Эти исследования внесли некоторые коррективы в наблюдения Конклина (см. обзорную статью: Veruati, Jeffery, 1989). Особенно интересными оказались опыты с микроинъекцией в разные бластомеры пероксидазы хрена, присутствие которой можно обнаружить в потомках этих бластомеров (Nishida, Satoh, 1983, 1985; Nishida, 1987). Эти эксперименты показали, что в образовании мышц личиночного хвоста участвуют не только клетки, происходящие от задних вегетативных бластомеров В (как следует из данных Конклина); оказалось, что у *Ciona*, *Ascidia* и *Halosynthia* задние клетки мышечных лент происходят от передних бластомеров А, а у *Halosynthia* так же от потомков анимальных бластомеров а (соответственно различаются первичные и вторичные мышечные клетки).

Тем же авторами было установлено, что из 40 клеток хорды у *Halosynthia* только 32 происходят от А7.3 и А7.7, а задние 8 клеток берут начало от В8.6. Туловищная часть нервной системы *Halosynthia* строится в основном за счет анимальных клеток а6.5 и а6.7, но при участии клеток А6.2 и б6.5.

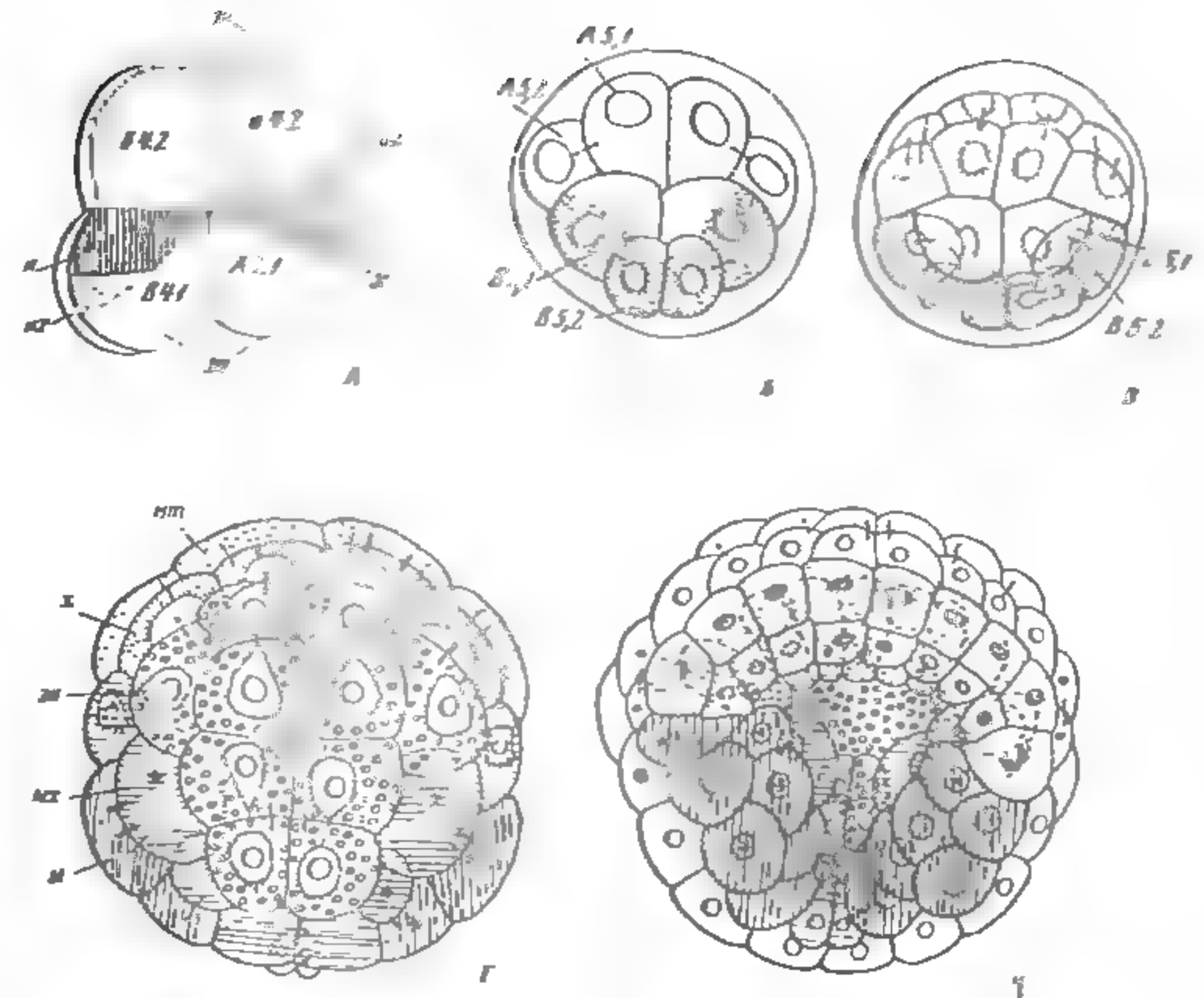


Рис. 25. Ранние стадии развития Асцидий.

А — стадия 8 бластомеров (по: Oriolani, 1954); Б—В — стадии 16, 32, 64 бластомеров и ранняя гаструла *Styela partita* с вегетативного полюса (по: Conklin, 1905a). м — мезодерма, мх — мезентерия, нт — зачаток нервной трубки, х — зачаток хорды, це — зачаток церебрального ганглия, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

Петеринированный характер дробления Асцидий подтверждается и экспериментально (Conklin, 1905b, 1931; Шмидт, 1930; Cohen, Bertill, 1936; Pisano, 1949). При умерщвлении части бластомеров оставшиеся бластомеры дробятся так, словно они остаются в составе целого зародыша, и дают только те зачатки, которые развиваются из них в норме. При изоляции одного из двух первых бластомеров или двух латеральных бластомеров 4-клеточной стадии получают половинные зародыши (рис. 26) и личинки, у которых хорда состоит из половинного числа клеток, в хвосте содержится только одна мышечная лента, в туловище — односторонний зачаток перибранхиальной полости, нервная система имеет атипическое строение и т. д. В этих опытах регуляция проявляется только в перераспределении клеток. Тем не менее такие половинные личинки иногда бывают способны завершить метаморфоз и дать нормально функционирующую асцидию (Шмидт, 1930; Nakauchi, Takeshita, 1983). Из этого можно заключить, что мозаичный характер имеет только развитие личинки, а при развитии дефинитивных органов проявляются регулятивные возможности, свойственные взрослым Асцидиям (о последних свидетельствует широко распространенное у Асцидий бесполое размножение).

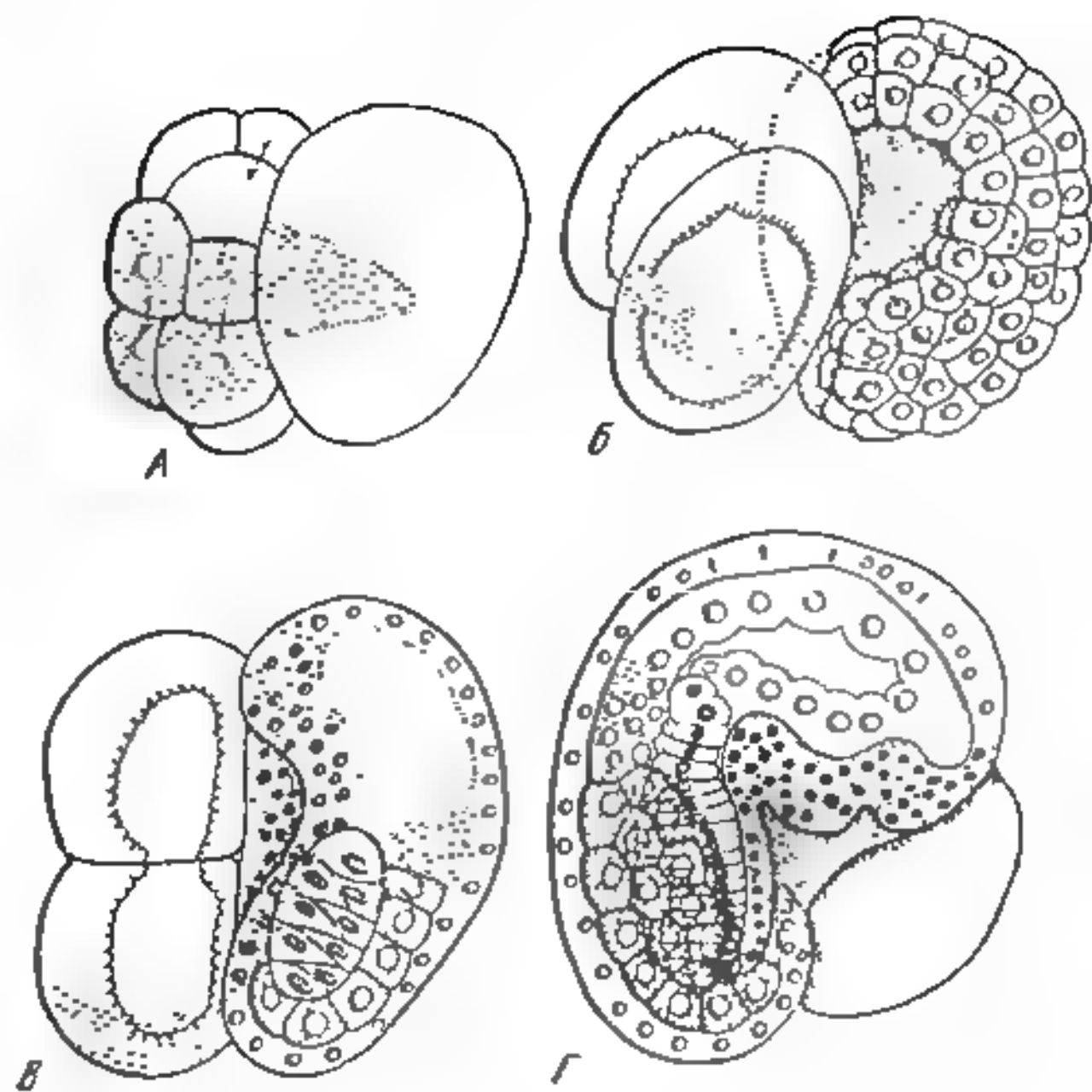


Рис. 26. Результаты опытов по умерщвлению части blastомеров у *Styela parvula* (по: Conklin, 1905b).

А — полужарыш, полученный после умерщвления одного из первых двух blastомеров; В, С и D — зародыши, полученные после умерщвления двух латеральных blastомеров на 4-клеточной стадии.

Автономное развитие большинства личиночных органов объясняют присутствием в цитоплазме специфических детерминантов, которые определяют направление дифференциации тех blastомеров, в которые они попадают при дроблении. Это доказано различными экспериментами с перераспределением участков цитоплазмы на начальных стадиях дробления (см.: Veluti, Jeffery, 1989). После центрифугирования яиц *Styela* и *Ciona* до начала дробления получались уродливые зародыши и личинки, в которых беспорядочно располагались клетки с признаками хорды, мышц, нервной системы и т. д. Однако дифференциация клеток в этих опытах не была связана с присутствием в них желтка, пигмента или митохондрий (Conklin, 1931). Предполагается, что роль детерминантов играют молекулы РНК или белков материнского происхождения, которые связаны с цитоскелетом и потому сохраняют свое положение при не слишком сильном центрифугировании.

Долгое время Асцидии служили классическим примером мозаичного развития. Сейчас установлено, что даже при развитии личинки значительную роль играют процессы взаимодействия между зачатками. Оказалось, что два передних анимальных blastомера 8-клеточной стадии ($a_{4.2}$), из которых в норме развиваются прикрепительные сосочки и передняя часть нервной системы личинки, для реализации своей морфогенетической программы нуждаются в контакте с передними вегетативными blastомерами ($A_{4.2}$; Reverbey, 1968). Как уже упоминалось, зависимый характер имеет и дифференциация части хвостовых мышц.

Завершая рассмотрение билатерального дробления Асцидий, можно сказать, что его эволюционное происхождение от радиального дробления, свойственного другим Deuterostomia, не вызывает сомнений.

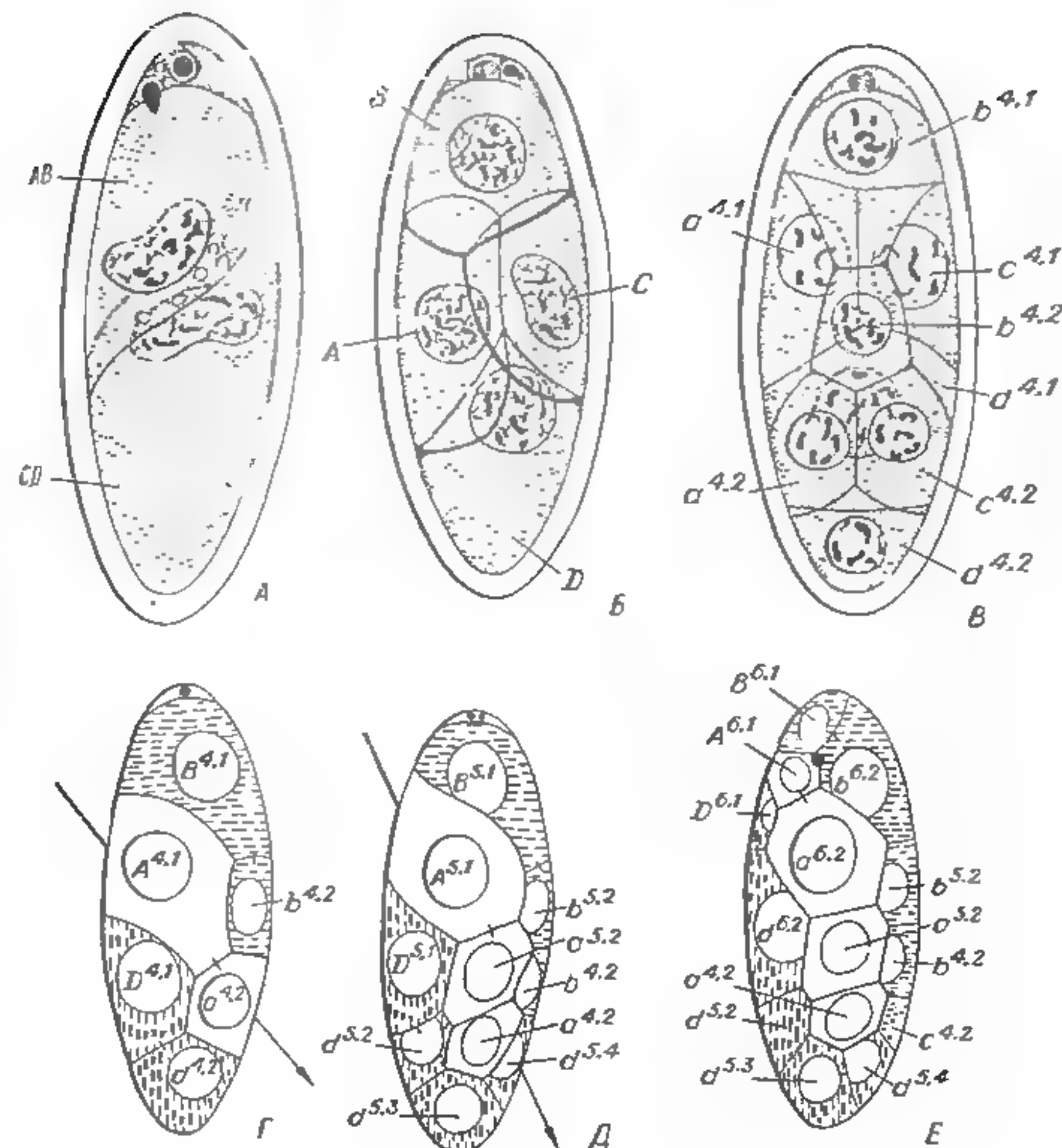


Рис. 27. Дробление яйца Скребня *Macracanthorhynchus* (по: Meyer, 1928).

А и Б — стадии 2 и 4 blastомеров; В — стадия 8 blastомеров со стороны микрочеров; Г, Д и Е — стадии 8, 13 и 17 blastомеров сбоку. Стрелка изображает ось дробления.

В разных классах Nematelminthes билатеральное дробление протекает по-разному. Сведения о развитии Acanthocephala пока остаются отрывочными. Дробление лучше всего изучено у *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Meyer, 1928). У этого Скребня яйца имеют вытянутую форму, продольная ось яйца соответствует продольной оси зародыша и, возможно, первичной оси яйца, так как редуцированные тельца лежат у переднего конца; однако ось дробления пересекается с продольной осью яйца под острым углом. Во время 1-го деления митотическое веретено занимает косо положение, соответственно косо проходит и плоскость 1-го деления. Передний blastомер обозначают АВ, задний — CD. 2-е деление тоже проходит косо и приводит к образованию четырех blastомеров, из которых А и С лежат в средней части яйца, а В и D — на его концах (рис. 27, А, Б). 3-е деление опять косо и неравномерное; оно приводит к образованию макро- и микромеров, причем последние лежат в части зародыша,

уменьшенной от редукционных телес (рис. 27, Г). При рассмотрении зародыша со стороны микромеров (рис. 27, В) в расположении клеток отчетливо видна билатеральная симметрия. Сходным образом совершаются 4-е и 5-е деления. Всего отделяется 3 квартета микромеров, причем микромеры 3-го квартета значительно крупнее микромеров. Маленькие размеры микромеров системы Дробление протекает асинхронно, с редукцией у Скребиной предварительной системы. Дробление протекает асинхронно, вскоре оно утрачивает правильность, а потом исчезают в клеточные группы. Тем не менее не приходится сомневаться в том, что это модифицированное симметрическое дробление.

Средин Колончаток (класс Rotatoria) хорошо изучено дробление у *Asplanchna* (Remane, 1932). Оно начинается как гетероквадрантное спиральное дробление. После 1-го деления бластомер CD значительно крупнее, чем AB, а на 4-м делении становится более крупными размерами отличается бластомер D, который вступает к следующему делению. 2-е деление имеет изотропный характер (рис. 28, А), но дальнейшее деление в экваториальном направлении, в результате между микромерами выражены не очень резко.

На стадии 16 бластомеров каждый квадрант представлен четырьмя клетками, причем в квадранте D (который определяет переднюю сторону зародыша и плоскость билатеральной симметрии) клетки более крупные. В этом квадранте дробление происходит более интенсивно (Remane приводит под микроскопом делений в разных квадрантах).

Гастрюляция протекает у Колончаток по типу энтодермы. У *Monostyla cornuta* (Pau, 1966) микромеры всех квадрантов дают энтодерму, а от микромера D происходит также половой зачаток; у *Asplanchna girardi* этот микромер дает только половой зачаток и представляет собой, по Лехнеру (Lechner, 1966), мезодерму.

Таким образом, билатеральное дробление Колончаток проявляет сходства как с радиальным, так и со спиральным дроблением. Все же более вероятно, что оно возникло на основе спирального, так как присущая ему гетероквадрантность совершенно не свойственна радиальному дроблению. Костелло и Хенли (Costello, Henley, 1976) трактуют дробление Колончаток как монетное, но это едва ли оправдано, так как существование четырех квадрантов очевидно.

Яйца Нематод относятся к изолемитальному типу. Обычно они имеют удлинённую форму (что объясняется их формированием в узких трубковидных яйцниках), а иногда — почти сферическую. В удлинённых яйцах продольная ось совпадает с такой будущей червя. Во внутренней организации яйца полярность проявляется лишь у некоторых видов (например, у Повадной аскариды). Редукционные тела в большинстве случаев лежат у переднего конца яйца, но они могут занимать и другое положение (у Аскариды — на спинной стороне ближе к переднему концу). У некоторых видов в положении редукционных телес наблюдаются индивидуальные вариации (Бадальковский, 1970, 1971; Мадиханов, 1968). По-видимому, в развитии Нематод лемитирующую роль играет не перпендикулярная ось яйца, а его продольная ось, которая определяет ориентацию морфологических осей взрослого животного.

Второй удивительной особенностью Нематод состоит в том, что у них, как и в одном другом классе животных, мы встречаемся с огромным разнообразием типов дробления. Общим для них является только то, что в расположении бластомеров наблюдается билатеральная симметрия, хотя и она не всегда бывает очень строгой. В то же время у примитивных Нематод дробление приближается к тетраэдрическому типу. Лучшее всего изучено дробление Повадной аскариды (*Parascaris equorum*), которое считается классическим примером дробления билатерального типа.

Формы яиц Аскариды

после проникновения между 1-м и 2-м редукционными ядрами протонуклеус (содержащий митохондриальный ДНК) и ядра одного тела.

При оплодотворении бластомеров, предложенная схема дробления, как и у других животных, повторяется. В результате в экваториальном направлении (= AB) и вегетативном (= CD) содержится больше клеток. Клетки P_1 и P_2 являются синхронными, а клетки E_1 и E_2 — асинхронными. В меридиональном направлении (= E) и вегетативном (= F) содержится как вегетативная клетка P_1 , так и вегетативная клетка P_2 . В результате в экваториальном направлении (= B) и вегетативном (= D) содержится стандартная роула (рис. 28, B, B').

Третий тур деления с участием изотропных клеток A и B, которые лежат в сагиттальной плоскости, приводит к образованию 6 бластомеров. После этого E_1 и E_2 делятся на переднюю клетку MS_1 и заднюю MS_2 и вегетативную клетку P_1 и P_2 — на вегетативную клетку P_1 и дорсальную S_2 (= C).

Следующее деление с участием изотропных клеток приводит к образованию 12 бластомеров. Бластомер MS_1 развивается в сагиттальной плоскости в переднюю E_1 и заднюю E_2 (= D). С — на правую и левую P_1 и P_2 — на вегетативную клетку P_1 и дорсальную S_2 (= C). С — на правую и левую P_1 и P_2 — на вегетативную клетку P_1 и дорсальную S_2 (= C).

При переходе к стадии 32 бластомеров количество энтодермальных клеток достигает четырех, они образуют пластинку на брюшной стороне зародыша и начинают погружаться внутрь (рис. 29, B—D). В это же время происходит разделение MS_1 на энтодермальную клетку m и чисто мезодермальную клетку m ; то же происходит и на левой стороне тела. Таким образом, на стадии 32 бластомеров все основные зачатки представлены определенными клетками. Энтодермальный бластомер E обособляется на стадии 8 бластомеров, половой зачаток P_1 — на стадии 16 бластомеров, а основной зачаток мезодермы — на стадии 32 бластомеров. Дробление Аскариды имеет ярко выраженный дитрихотомический характер. Генезис бластомеров у Аскариды представлен на рис. 30.

Дробление яиц Аскариды привлекало внимание исследователей еще в том, что во всех бластомерах, обозначенных буквой S, происходит диминуция хроматина. Этому явлению раньше придавали большое значение, так как видели в нем подтверждение гипотезы А. Вейсманна, согласно которой по мере дифференциации соматических клеток в зачатках различных органов они утрачивают значительную часть наследственной информации, чем и объясняется сужение их морфологических возможностей, и только клетки половой линии (P_1 , P_2 и т. д.) остаются тотипотентными.

Воская. Дробление с участием изотропных клеток приводит к образованию 6 бластомеров. После этого E_1 и E_2 делятся на переднюю клетку MS_1 и заднюю MS_2 и вегетативную клетку P_1 и P_2 — на вегетативную клетку P_1 и дорсальную S_2 (= C).

Следующее деление с участием изотропных клеток приводит к образованию 12 бластомеров. Бластомер MS_1 развивается в сагиттальной плоскости в переднюю E_1 и заднюю E_2 (= D). С — на правую и левую P_1 и P_2 — на вегетативную клетку P_1 и дорсальную S_2 (= C). С — на правую и левую P_1 и P_2 — на вегетативную клетку P_1 и дорсальную S_2 (= C).

При переходе к стадии 32 бластомеров количество энтодермальных клеток достигает четырех, они образуют пластинку на брюшной стороне зародыша и начинают погружаться внутрь (рис. 29, B—D). В это же время происходит разделение MS_1 на энтодермальную клетку m и чисто мезодермальную клетку m ; то же происходит и на левой стороне тела. Таким образом, на стадии 32 бластомеров все основные зачатки представлены определенными клетками. Энтодермальный бластомер E обособляется на стадии 8 бластомеров, половой зачаток P_1 — на стадии 16 бластомеров, а основной зачаток мезодермы — на стадии 32 бластомеров. Дробление Аскариды имеет ярко выраженный дитрихотомический характер. Генезис бластомеров у Аскариды представлен на рис. 30.

Дробление яиц Аскариды привлекало внимание исследователей еще в том, что во всех бластомерах, обозначенных буквой S, происходит диминуция хроматина. Этому явлению раньше придавали большое значение, так как видели в нем подтверждение гипотезы А. Вейсманна, согласно которой по мере дифференциации соматических клеток в зачатках различных органов они утрачивают значительную часть наследственной информации, чем и объясняется сужение их морфологических возможностей, и только клетки половой линии (P_1 , P_2 и т. д.) остаются тотипотентными.

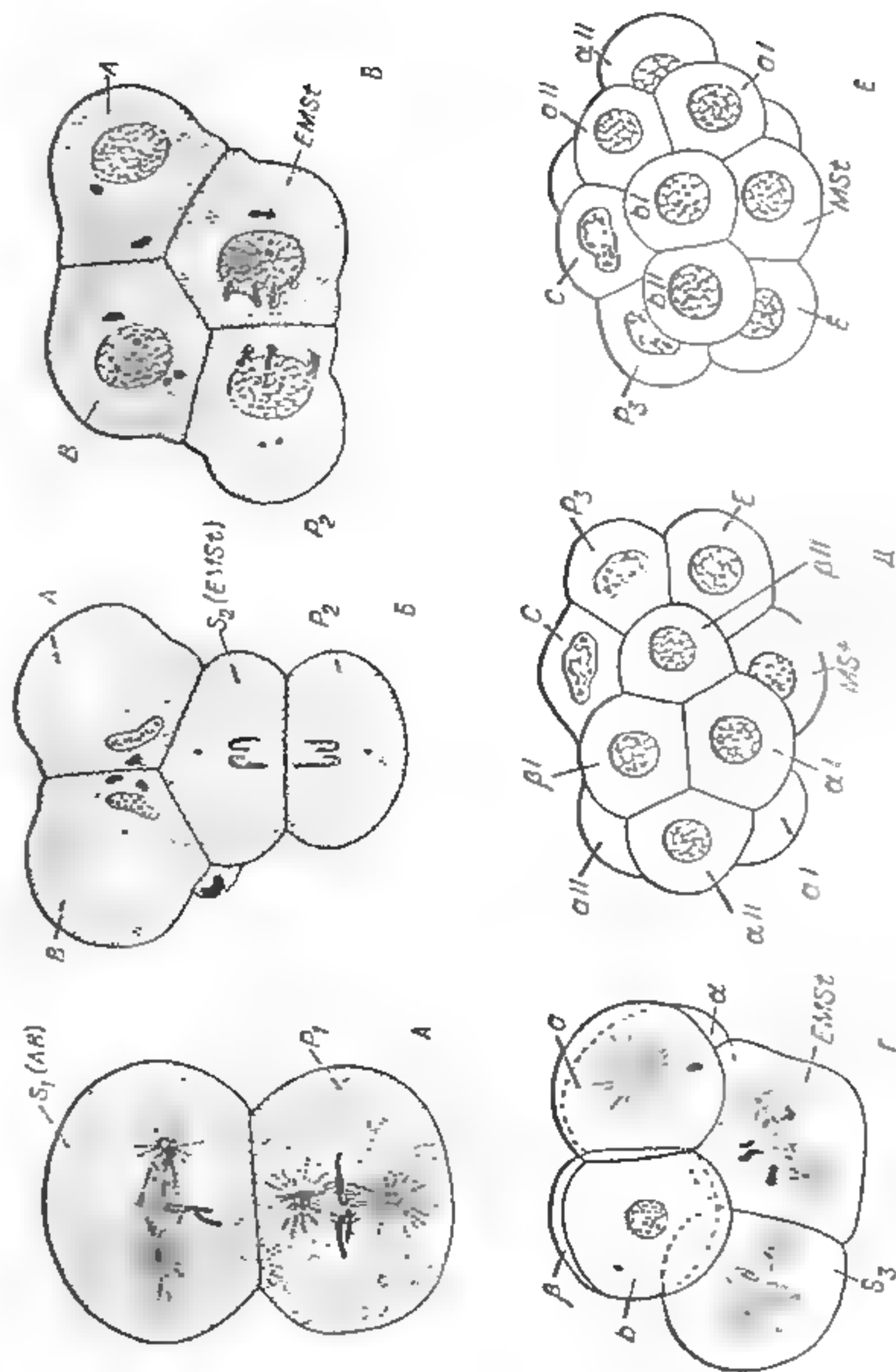


Рис. 28. Дробление яйца *Parascaris equorum* (по: Boveri, 1899; Zur Strassen, 1896).

А — стадия 2 бластомеров, Б и В — 4 бластомеров, Г — 6 бластомеров, Д и Е — 12 бластомеров слева и справа.

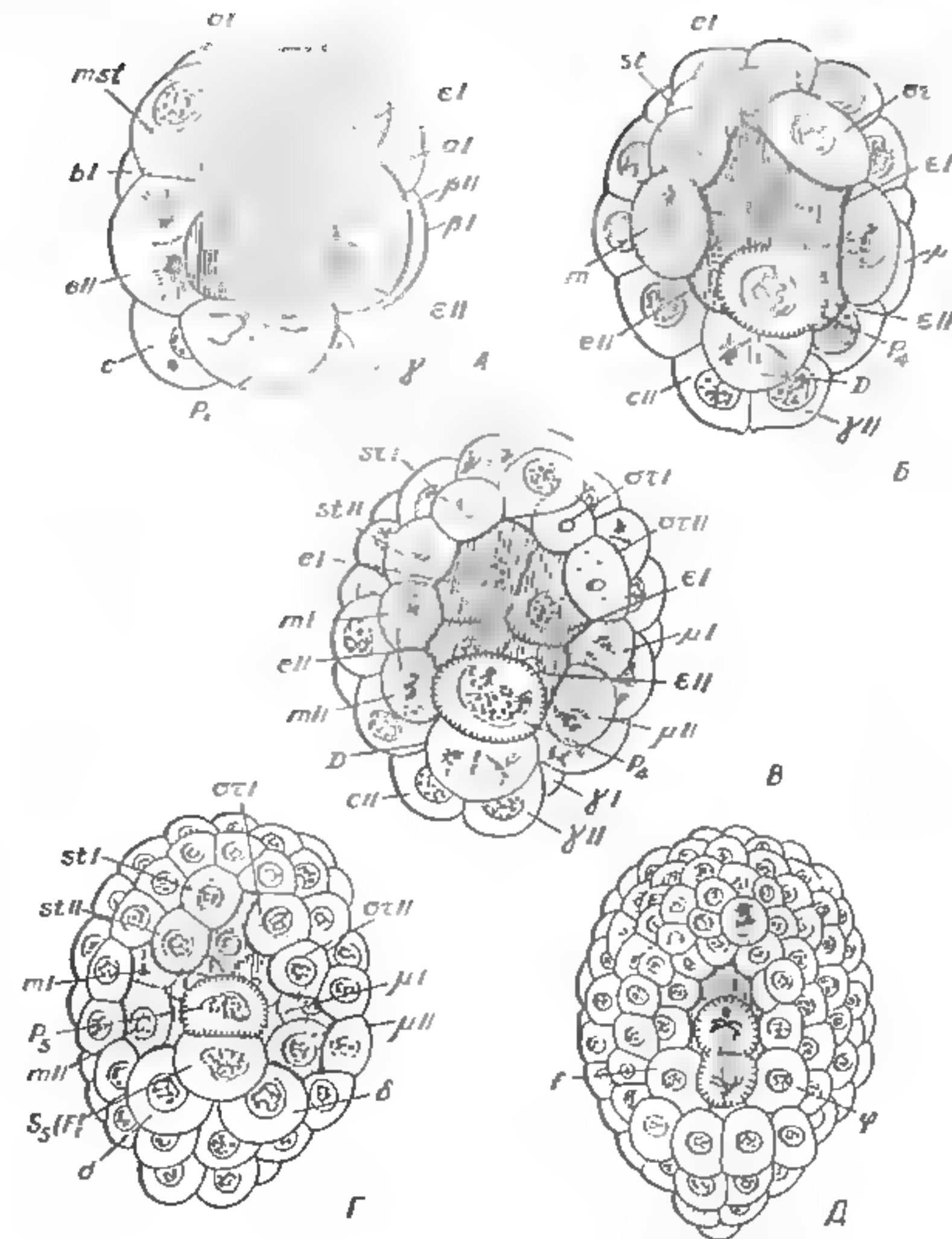


Рис. 29. Дробление и гестуляция у *Parascaris equorum* (по: Boveri, 1899).

А — стадия 15 бластомеров, Б — начало погружения энтодермальных бластомеров и разделение мятков стомодеума и мезодермы (около 32 бластомеров), В — приблизительно 64 бластомера, Г и Д — более поздние стадии.

В настоящее время ошибочность этих представлений общепризнана, так что возвращаться к их обсуждению нет надобности.

Зародыши Лошадиной аскариды послужили объектом ряда экспериментальных исследований. Опыты Стивенс (Stevens, 1909) с умерщвлением отдельных бластомеров ультрафиолетовым лучом подтвердили детерминированность дробления. Если на стадии 2 бластомеров убить клетку P_1 , то за счет клетки АВ образуется пузырек, состоящий только из эктодермальных клеток; если же убить клетку АВ, то P_1 продолжает дробиться как часть нормального зародыша с образованием клеток EMSt, С и D. Эти опыты показывают, между прочим, что клетки половой линии (P_1 и P_2) вовсе не являются тотипотентными.

Интересные результаты дали и опыты с центрифугированием яиц Аскариды



Происходящая в результате центрирования яичка 1-го порядка. Поэтому затрудняет описанный выше поворот митотического веретена и яйцо делится в некоторых яйцах всесторонне не успевало занять правильное положение, и яйцо делилось в меридиональном направлении. В результате получались двоянные клетки, которые были подобны биастоме P_1 . Из таких яиц развивались двойные уроды. Эти эксперименты показывают, что для развития зародыша детерминировано у Аскариды распределением эктоплазмы.

Из приведенных данных вытекает, что дробление яиц Аскарид не имеет ничего общего ни с радиальным дроблением, ни со спиральным, поэтому представляет интерес, как оно возникло в процессе эволюции. К рассуждению этого неясного вопроса мы вернемся после ознакомления с дроблением яиц некоторых других Нематод.

Если дробление яиц Аскариды имеет инвариантный и строго 1-терминиформальный характер, то у наиболее примитивных (морских и свободноживущих) Нематод из отряда Euphrida (*Euphrus*, *Pontonema*) в расположении бластомеров наблюдаются значительные индивидуальные вариации, что позволяет охарактеризовать дробление как изменчивое и неустоявшееся. На 4-клеточной стадии бластомеры могут располагаться в форме тетраэдра, ромба, прямоугольной или совсем неправильной пластинки (рис. 31), но тетраэдрическое расположение преобладает. По данным Малахова (1986а), у *Euphrus detoni* при $t = 15-20^\circ\text{C}$ бластомеры образуют тетраэдр



А-Г — четыре варианта стадии 4 бластомеров, Д-Ж — стадия 8 бластомеров, З — ранняя гаструла, И и К — замыкание бластопора, Л — поперечный разрез через гаструлу. би — бластопор, м — мезодерма, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

Воровов с соавт. (1986) с целью выяснения перспективного значения первых двух blastомеров у *Euplus brevis* прижизненно вводили в них краситель (модифици-

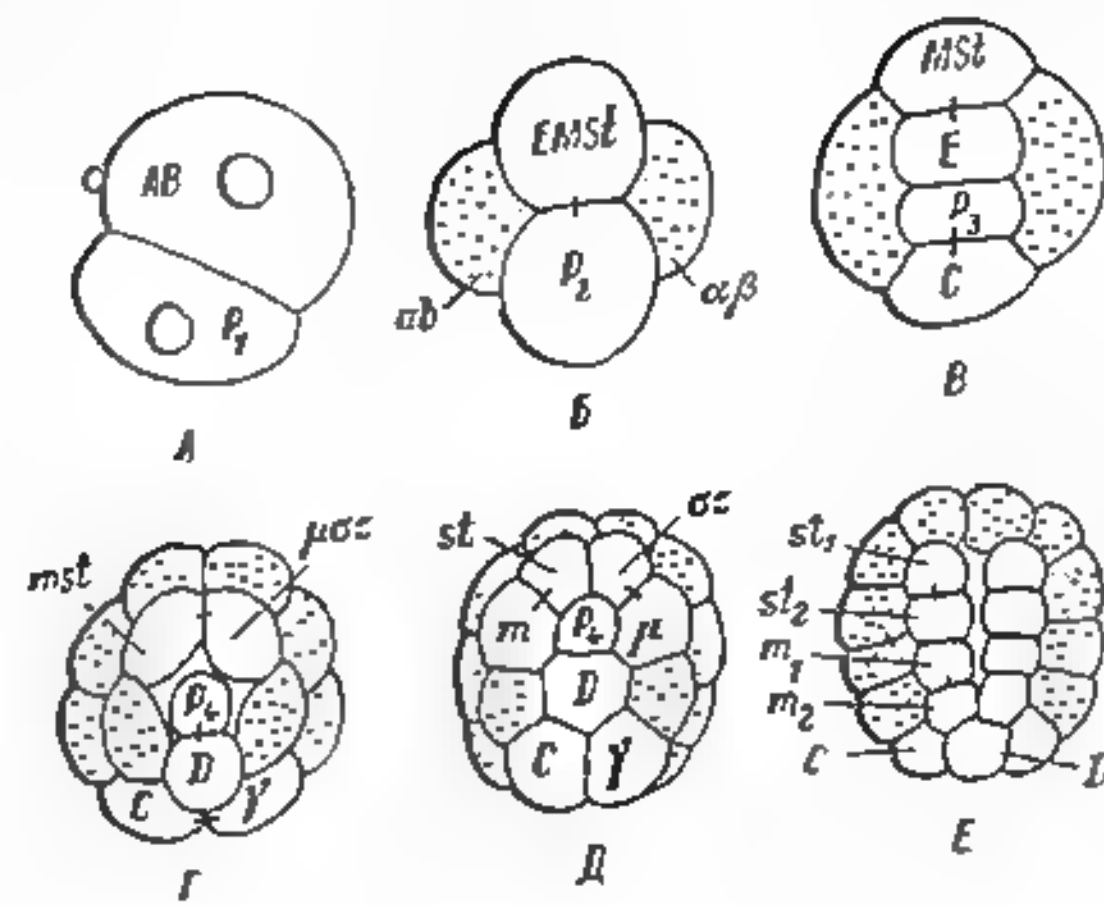


Рис. 32. Развитие Нематоды *Theristus setosus* (по: Малахов, 1986б).

А, Б и В — стадии 2, 4 и 6 бластомеров; Г, Д и Е — стадии гаструляции. Остальные обозначения в тексте.

желтый). Оказалось, что расположение потомков этих бластомеров у позднего зародыша сильно варьирует — в разных случаях граница между окрашенной и неокрашенной половинами зародыша проходила в поперечном, продольном или косом направлении и была очень неровной, нередко даже потомки одного бластомера были вкраплены в половику зародыша, образованную потомками другого бластомера. Эти вариации указывают на перемещения бластомеров и отсутствие строгой детерминации дробления; последняя, по-видимому, касается только энтодермального зачатка, который всегда происходит от переднего бластомера АВ.

У других Нематод дробление становится более стабильным и детерминированным, но протекает у разных видов по-разному. Из-за этого перспективное значение близких по происхождению бластомеров различно, что находит свое выражение в их обозначениях. Однако стремление обозначать бластомеры не по генеалогическому принципу, а по перспективному значению (которое к тому же не всегда бывает точно установлено), создает для сравнительного изучения дробления Нематод дополнительные трудности.

Удлиненные яйца Нематод сначала делятся в поперечном направлении на передний и задний бластомеры, но иногда один бластомер является спинным, а другой брюшным, что возможно только в яйцах, форма которых близка к сферической. Такое деление (в фронтальной плоскости по отношению к координатам будущего червя) наблюдается помимо Аскариды у *Theristus setosus* (отр. Monhisterida) и *Axonolaimus paraspinosus* (отр. Acaelolaimida) (по: Малахов, 1986а). У этих Нематод дорсальная клетка АВ делится в сагиттальной плоскости, а вентральная P₁ — на переднюю клетку EMSi и заднюю P₂ (рис. 32). Таким образом, первые 4 бластомера располагаются в форме тетраэдра. Вскоре вентральные клетки снова делятся в поперечном направлении, так что получается 6-клеточный зародыш, на брюшной стороне которого лежит медианный ряд клеток: MST, E, P₃ и C. Затем бластомер MST делится в сагиттальной плоскости на mst и μσ, и происходит запоздалое деление чисто энтодермальных дорсальных клеток. Вскоре после этого начинается гаструляция. Общий план расположения зачатков у *Theristus* сходен с таковым у Аскариды.

У *Eustrongylides excisus* (отр. Dioctophymida) удлиненное яйцо сначала делится на переднюю клетку AFESi (буква F означает эктодерму переднего конца тела) и заднюю BCD (рис. 33, А), а потом наблюдаются два варианта дробления. В первом случае два

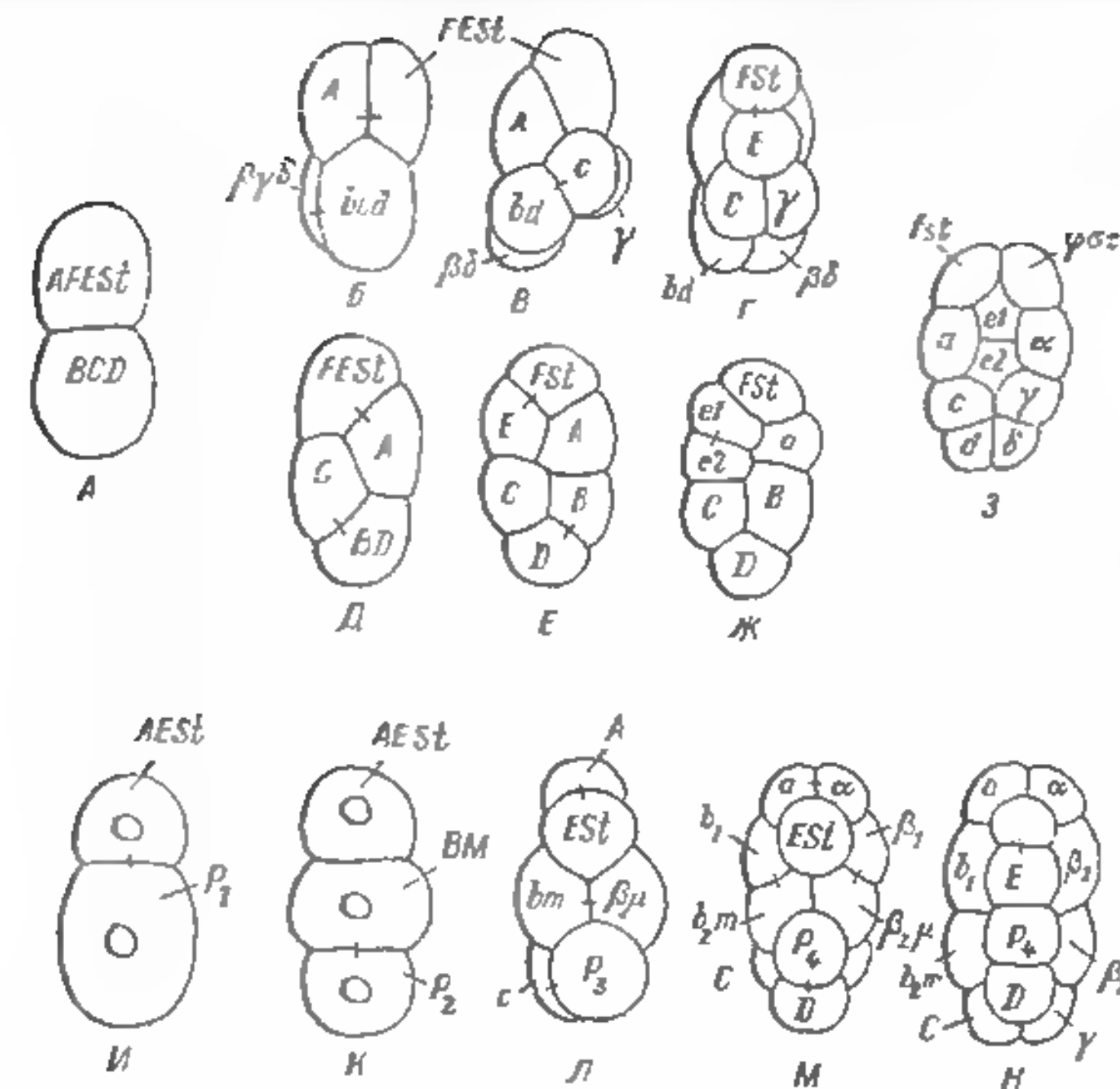


Рис. 33. Дробление Нематод *Eustrongylides excisus* (А-З) и *Trichocephalus trichurus* (И-Н) (по: Малахов, 1986б).

У *Eustrongylides* стадии 4, 6 и 8 бластомеров представлены двумя вариантами. Остальные обозначения в тексте.

первых бластомера делятся в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях, что приводит к образованию удлиненного тетраэдра (рис. 33, Б-Г), а во втором наблюдается так называемый параллельный тип дробления — митотические веретена и плоскости деления располагаются косо по отношению к продольной оси яйца, но параллельно друг к другу (рис. 33, Д-Ж), так что получается ромб. На стадии 12 бластомеров расположение последних оказывается сходным (рис. 33, З; Малахов, Спиридонов, 1983; Малахов, 1986а). Из этого можно заключить, что направление первых делений яйца еще не имеет сегрегационного значения.

Большие вариации в расположении 4 первых бластомеров наблюдаются и у *Neoplectana agriotis* (отр. Rhabditida). Приблизительно у 60 % всех зародышей бластомеры располагаются в виде ромба, у 30 % они сначала образуют Т-образную фигуру, а у 10 % — тетраэдр, но потом тоже перестраиваются в ромб (Мадиханов, 1982).

Своеобразно протекает дробление у *Trichocephalus trichurus*. Сначала яйцо делится поперек на переднюю, меньшую клетку AESi и заднюю, более крупную клетку P₁ (рис. 33, И-Н), затем P₁ делится снова в поперечном направлении на BM и P₂, так что получается стадия 3 бластомеров. После этого все 3 бластомера делятся одновременно, причем митотические веретена в AESi и P₂ ориентируются в сагиттальной плоскости, а в BM — в фронтальной плоскости. Получается стадия 6 бластомеров, которую Малахов (1986а) считает характерной для всего отряда Trichocephalida.

У многих представителей отряда Tylenchida (по: Дроздовский, 1978) яйца особенно длинные. Поэтому (в соответствии с правилом Гертвига) в поперечном направ-

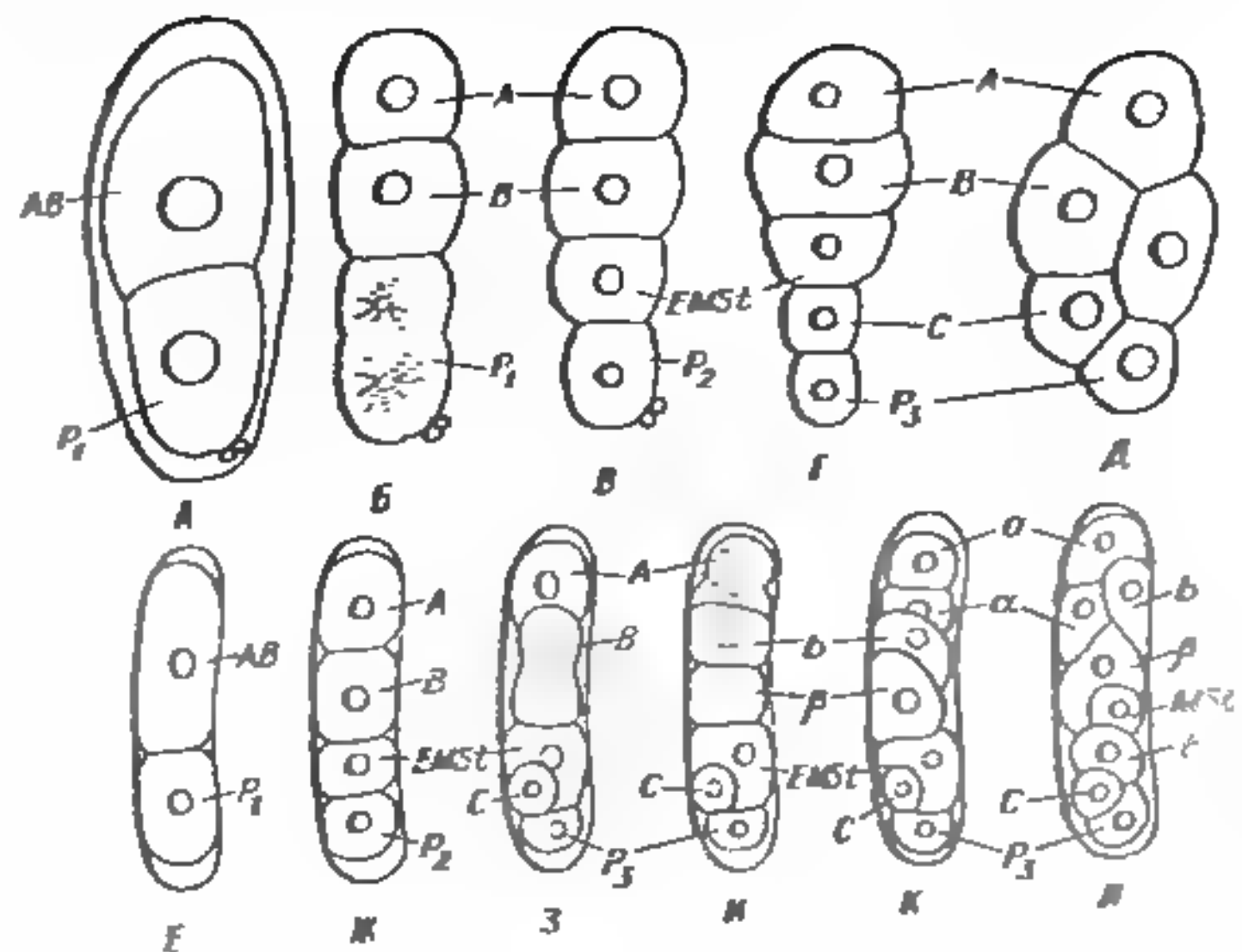


Рис. 34. Поперечный тип дробления у Нематод.

A—D — *Bradybaena perversa* (по: Zur Strassen, 1959), E—H — *Apheleichoides baueri* (по: Дроздовский, 1967). Остальные обозначены в тексте.

деление происходит не только 1-е, но и 2-е деление и на 4-клеточной стадии бластомеры располагаются по длине яйца в один ряд (линейно, — рис. 34). Затем происходит перегруппировка бластомеров и получается ромб. Если дробление асинхронно, настоящий ромб не образуется.

Ознакомившись с начальными стадиями дробления нескольких видов Нематод, можно высказать некоторые обобщающие соображения.

Прежде всего следует коснуться проблемы полярности яйца у Нематод. В большинстве случаев внешним проявлением полярности яйца является только его вытянутая форма, а в почти шаровидных яйцах Аскариды — градиент толщины эктоплазмы. Отмеченные выше вариации в расположении редукционных тел заставляют предположить, что первичная полярность яйца у многих (или даже у всех) Нематод утратила свое значение для последующего развития. Поскольку во время оплодотворения и перед началом дробления цитоплазма яйца часто проявляет бурную активность (внутри яйца наблюдаются плазматические токи, а на его поверхности появляются временные выступы и протуберансы, — Nigon et al., 1960), очень вероятно, что именно в это время окончательно устанавливается новая полярность яйца, которая не всегда совпадает с его первичной полярностью.

Однако эту новую полярность яйца нельзя безоговорочно считать и анимально-вегетативной. Признаком вегетативного полюса зародыша служат положение энтодермального зачатка и blastopore. У Нематод с вытянутыми яйцами зачаток энтодермы всегда лежит не на заднем полюсе, а где-то в средней (т. е. экваториальной) части зародыша и нередко происходит от переднего бластомера AB. У Аскариды на T-образной стадии бластомер EMSt, содержащий материал энтодермы, тоже располагается в экваториальной области; только после смещения бластомера P₂ и перехода к ромбовидной стадии EMSt становится антиподом редукционного тела и эктодермальных бластомеров A и B. Таким образом, называть ось полярности яйца Аскариды анимально-вегетативной можно лишь условно.

у Нематод (= Гастротрих — см. ниже) в отличие от всех остальных Bilateria 1-е деление яйца проходит в 2-х плоскостях и осях. Вопрос, почему у одних видов эта плоскость делит яйцо на переднюю и заднюю половины, а у других — на спинную и брюшную. Говоря иначе, это означает, что в разных группах Нематод дробление протекает независимо. Это означает, что в других типах дробления. Раннее всего (как в онто-, так и в филогенезе) произошло обособление энтодермального blastomeres E. Как отмечает Мейер (1966), для подкласса Епурфа характерно происхождение энтодермы от переднего blastomeres AB; в другой линии эволюции — подклассы Chromadorea и Rhabditia, в которую входит в себя большинство отрядов Нематод, — энтодерма происходит от заднего blastomeres CD. Раннее обособление полового зачатка отмечено далеко не у всех Гастротрих.

В дроблении очень многих Нематод наблюдается стадия ромба. По мнению Цур Штрассена (Zur Strassen, 1959), — это типичная и гомологичная для всех Нематод стадия. Действительно, ни в какой другой группе животных ромбовидное расположение 4 бластомеров в сагиттальной плоскости не наблюдается. Но способ формирования ромба в онтогенезе разных видов различен. В простейшем случае ромб образуется вследствие того, что две 2-м делением митотические веретена ложатся параллельно друг другу, но под острым углом к продольной оси яйца (так называемый параллельный тип дробления). Нередко бластомеры сначала располагаются в форме тетраэдра, Т-образно или линейно и лишь потом перестраиваются в ромб. Поэтому, как справедливо отмечает Дроздовский (1978), длинная ось ромба может по-разному относиться к продольной оси червя, а бластомеры, занимающие в ромбе сходное положение, могут различаться по проспективному значению. По мнению этого автора, «ромб как бы расставляет бластомеры на свои места перед началом дальнейшего дробления, обеспечивая такое расположение клеток, при котором дальнейшее формирование эмбриона (и в первую очередь формирование бластулы) осуществляется наиболее целесообразным путем» (Дроздовский, 1978, с. 22). К сожалению, Дроздовский не сообщает, в чем он видит целесообразность ромбовидного расположения бластомеров. К этому вопросу мы еще вернемся при обсуждении эволюционных отношений между разными типами дробления.

В дроблении многих Нематод наблюдаются перемещения клеток, которые в большинстве случаев имеют строго закономерный характер. То немногое, что известно о механизме этих перемещений (применительно к бластомеру P₂ у Аскариды), уже было сообщено ранее (см. с. 86). Однако в эволюции дробления Нематод перемещение клеток постепенно заменяется изменениями в направлении их делений. Параллельный тип дробления представляет собой не только самый простой, но и самый рациональный способ формирования ромба, и можно думать, что между формированием ромба путем перегруппировки бластомеров и параллельным типом существуют такие же эволюционные отношения, как между псевдоспиральным и спиральным дроблением.

Никаких сведений о том, почему при билатеральном дроблении в одно и то же время одни клетки делятся в поперечном направлении, другие в сагиттальной плоскости, а третьи во фронтальной, пока нет.

Пожалуй, ни в одном классе животных мы не встречаем такого разнообразия типов дробления, как у Нематод. При этом наблюдается общая тенденция к переходу от вариабельного дробления к инвариантному. У некоторых видов (например, у *Caenorhabditis elegans*) не только дробление, но и деление клеток при постэмбриональном развитии имеет детерминированный характер и рано прекращается во всех линиях, кроме половой. Поэтому органы состоят из небольшого числа клеток. У таких видов мутация, касающаяся только одной эмбриональной клетки, может вызвать крупные фенотипические изменения (см.: Рафф, Кофмен, 1986).

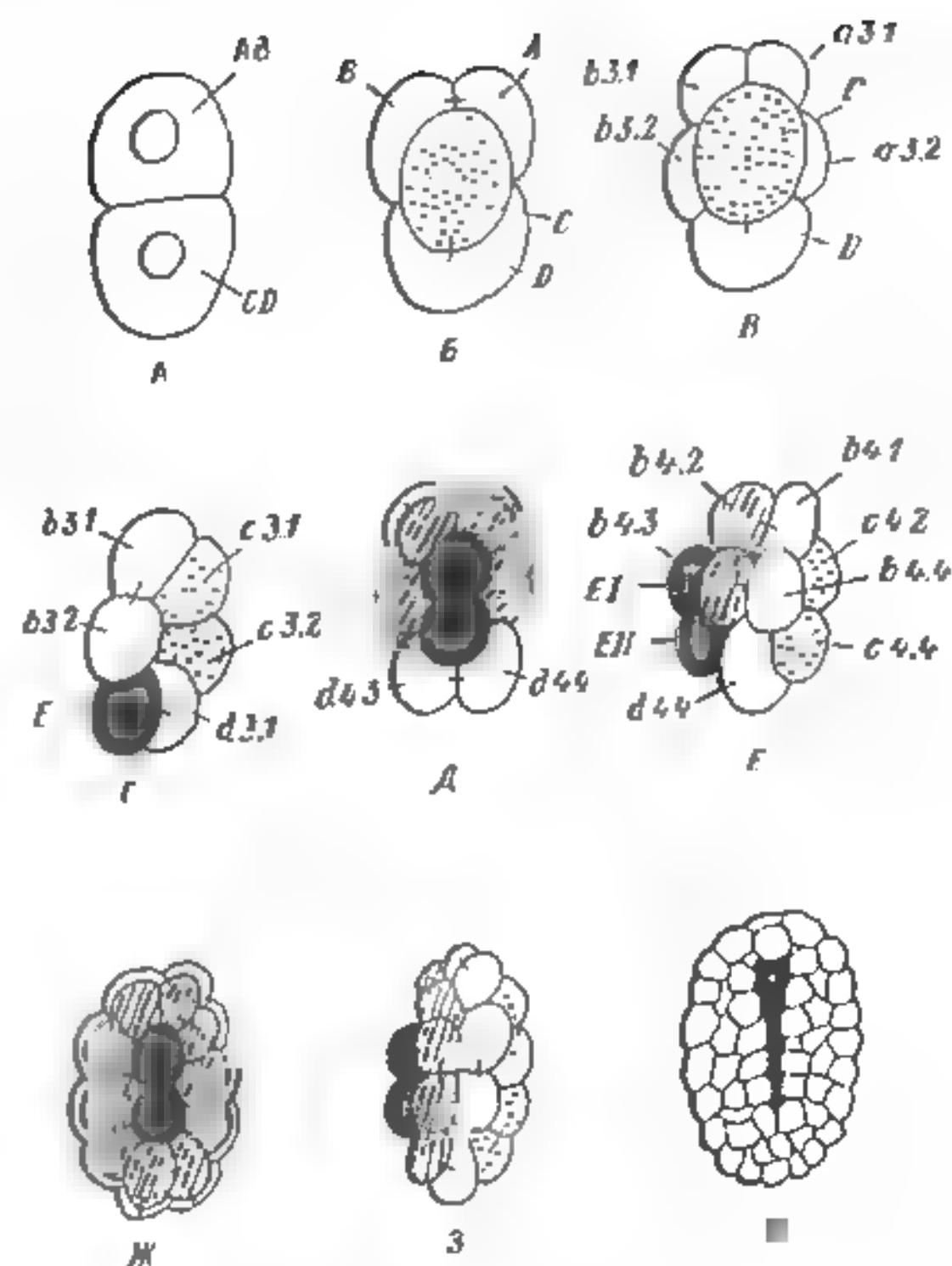


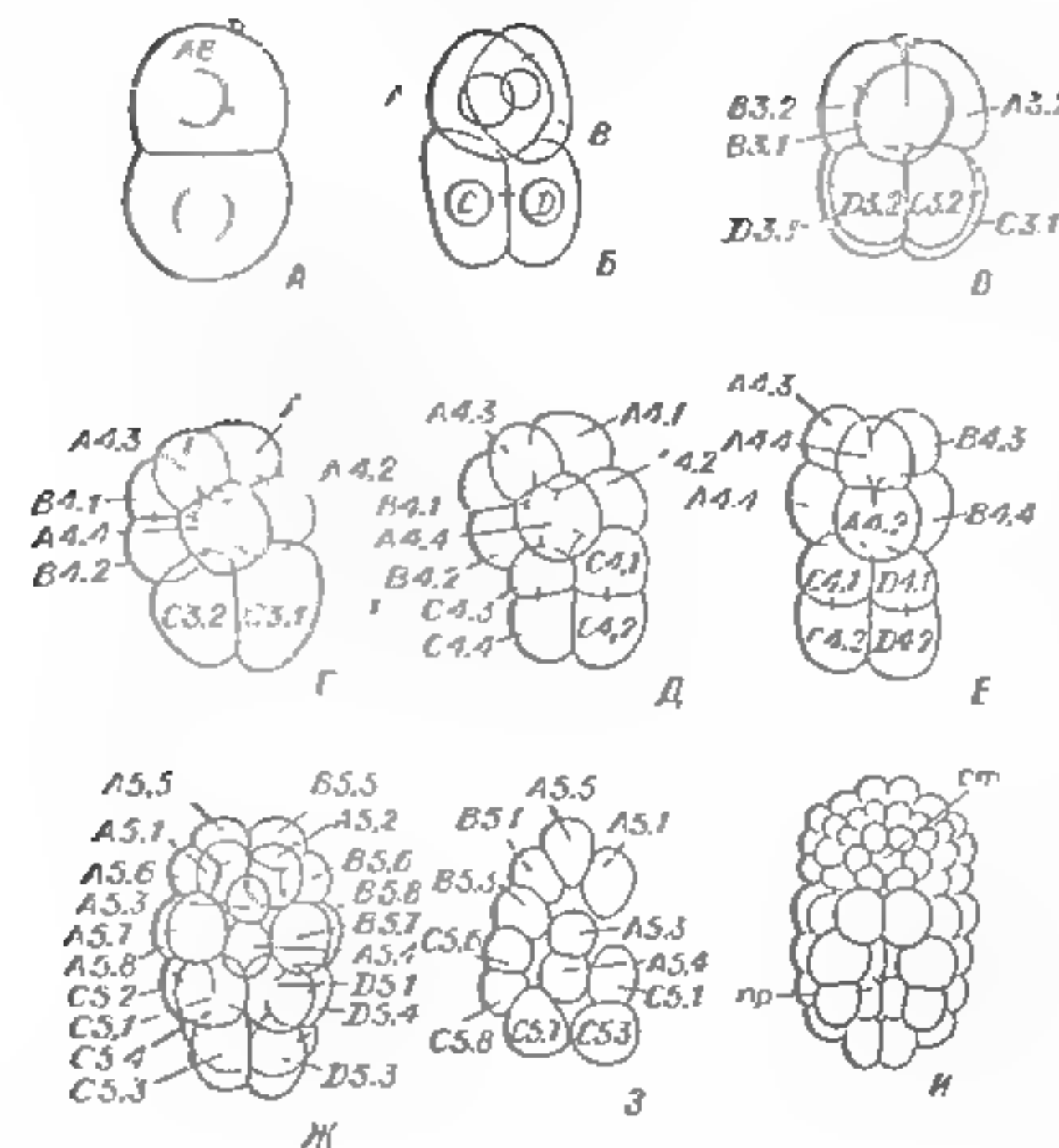
Рис. 35. Дробление яйца Гастротрихи *Turbanella cornuta* (по: Teuchert, 1968).

А — стадия 2 бластомеров, Б и В — 4 и 5 бластомеров со спинной стороны, Г — 8 бластомеров слева, Д и Е — 16 бластомеров с брюшной стороны и слева, Ж и З — 30 бластомеров в тех же положениях, И — гаструла с брюшной стороны. Остальные обозначения в тексте.

Дробление *Gastrottricha* во многих отношениях сходно с дроблением Нематод. Оно хорошо изучено у двух представителей этого класса — у *Turbanella cornuta* (отр. Macrodasyoidea) и *Lepidodermella squamata* (отр. Chaetopotoidea). Индивидуальные вариации в расположении бластомеров не отмечены, из чего можно заключить, что дробление Гастротрих детерминированное. У обоих названных видов яйцо имеет овальную форму и (как у большинства Нематод) делится в поперечном направлении на переднюю клетку АВ и заднюю CD (рис. 35, 36). При 2-м делении митотические веретена располагаются в обеих клетках под прямым углом друг к другу и к продольной оси яйца, так что получается тетраэдр. А дальше в дроблении появляются различия.

У *Turbanella* (по: Teuchert, 1968) бластомер С немного смещается вперед (рис. 35); за счет него впоследствии образуется эктодерма спинной стороны зародыша. Бластомеры А и В содержат материал эктодермы и мезодермы, а бластомер D — также и эктодермы. Затем клетки А, В и С делятся каждая на переднюю и заднюю, а клетка D — на брюшную и спинную. Брюшная клетка (d3.1 = E) представляет собой зачаток эктодермы и тоже несколько сдвигается вперед по брюшной стороне (рис. 35, Д). При 4-м и 5-м делениях происходит разделение экто- и мезодермы (рис. 35, Ж).

У *Lepidodermella* (по: Sacks, 1955) при 3-м делении все четыре бластомера делятся в меридиональном направлении, так что получаются два квартета бластомеров — передний и задний, сдвинутые один относительно другого на 45° (рис. 36). Уже на этой



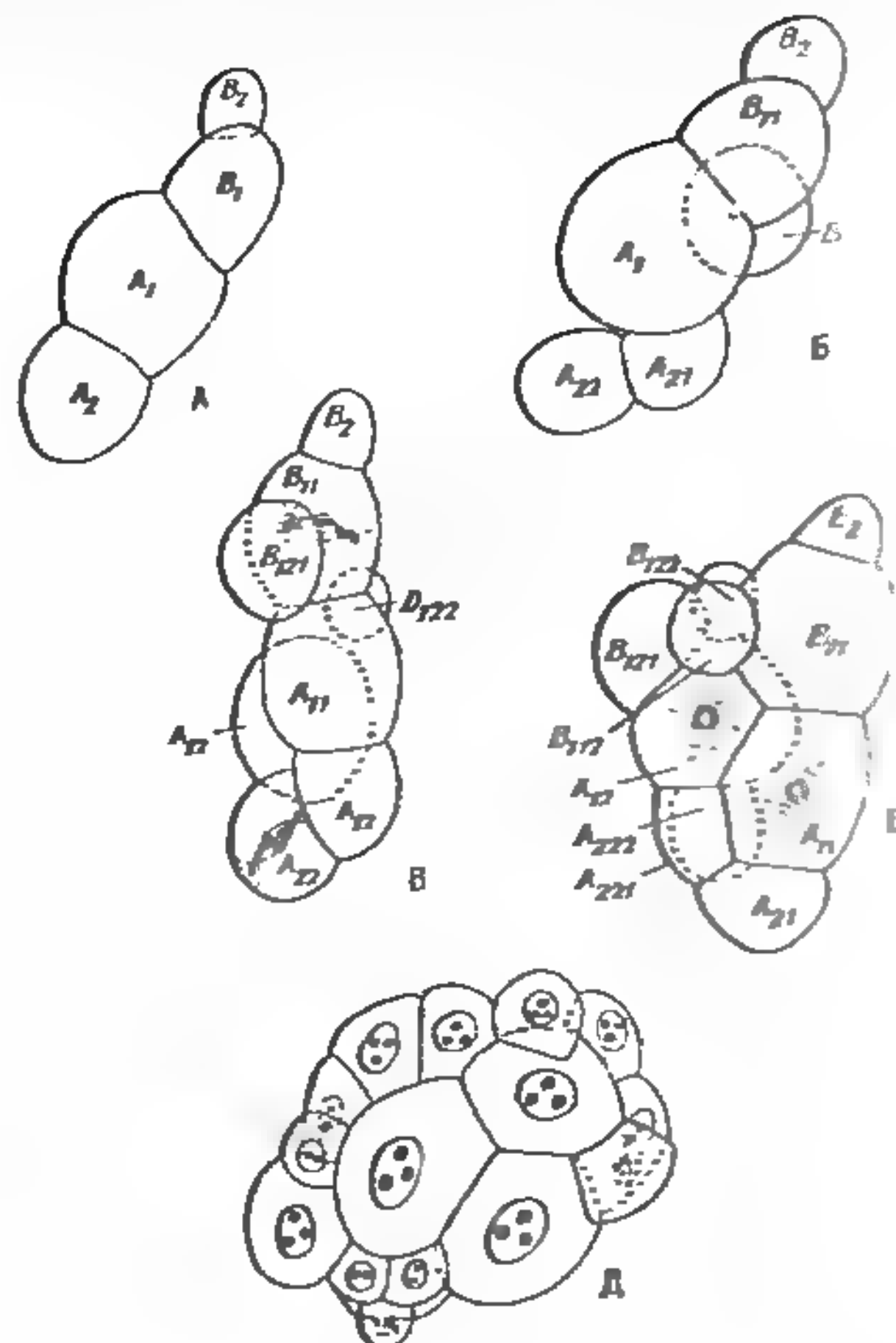


Рис. 37. Развитие *Polysolenia imbricatissima* (по: Halkin, 1901; Goldschmidt, 1902).

А—Д—стадии дробления, Е—5-дневный зародыш на разрезе, Ж—обособление эктодермы, З—обособление других зачатков, И—эмбриональный, г—глотка, к—кишка, лг—первый галлей, пг—протофаринг, прд—прекрасительный диск, р—рот, сл—светочувствительные органы.

Беспорядочное дробление

Беспорядочным (а иногда даже анархическим, или хаотическим) называют дробление в тех случаях, когда в расположении blastomeres не удается подметить никакой правильности (это частный случай *варибельного* дробления). Но неупорядоченность такого дробления в разных случаях обусловлена разными причинами. У некоторых Гидроидов (*Oscalia*, *Salmacis*) дробление часто приобретает беспорядочный характер из-за отсутствия яйцевых оболочек и прочных связей между blastomeres и низкого уровня интеграции зародка. Но у Нудидов встречается и более сложившийся вариант беспорядочного дробления — морульный. В этом случае (например, у *Сала зрелых*, — Kühn, 1913) некоторые blastomeres делятся параллельно поверхности зародка, что приводит к образованию плотной клеточной массы — морулы. Многие авторы рассматривают морульное дробление Нудидов как подготовку к гаструляции, результат «ускоренного развития».

У более высоко организованных животных дробление может в силу различных

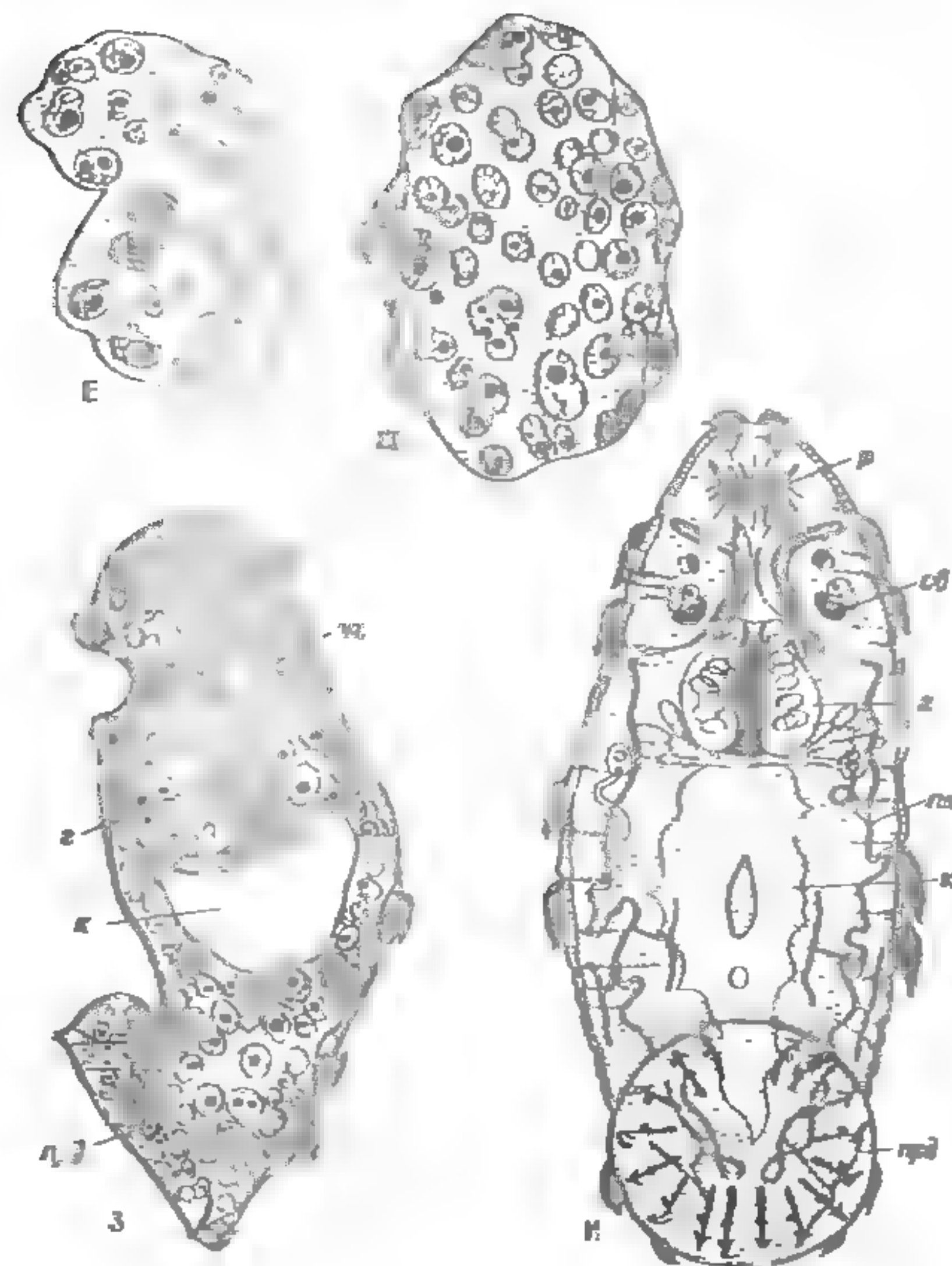


Рис. 37 (продолжение).

причин вторично утратить правильность. У *Turbellaria*, *Neorhiza* и паразитических Плоских червей дробление дезорганизуется из-за того, что в яйцевых коконах помимо одного или нескольких больших желтков яиц содержится большое количество абортивных желточных клеток, которые служат для питания зародка (такие яйца называются *экзоэпитальными*). Иногда (например, у *Polysolenia imbricatissima*, — по: Halkin, 1901) на поздних стадиях беспорядочного дробления зародок переходит в спиральное состояние (рис. 37).

У Сала глубокие изменения в ходе развития происходят в связи с живорождением. У них за счет разрастания фолликулярного эпителия формируется так называемый плацентарный узелок, который, по-видимому, служит проводником питательных веществ. Кроме того, из фолликулярного эпителия выселяются многочисленные

клетки (калиммоциты), которые перемещаются с бластомерами. Заленский (1916a) описывает у *Salpa fusiformis* стадию, на которой 16–20 бластомеров рассеяны среди приблизительно сотни калиммоцитов. Позднее в общей массе калиммоцитов различаются разрозненные группы бластомеров, представляющие собой зачатки отдельных органов. К концу эмбрионального развития калиммоциты рассасываются, а зачатки органов объединяются в целостный зародыш (Brien, 1948). В развитии Сальпы остается много неясного. Относительно роли, которую играют калиммоциты, высказывались различные мнения. Естественнее всего предположить, что калиммоциты играют трофическую роль (Heider, 1895), но некоторые авторы развивали фантастическую идею, что все органы сначала формируются из калиммоцитов, а затем по клеточно замещаются бластомерами (Brooks, 1893; Заленский, 1916b). По мнению Берилла (Berill, 1950a), калиммоциты оказывают морфогенетическое влияние на развитие эмбриональных клеток, определяя направление главных осей зародыша, и координируют развитие отдельных зачатков. Однако если вспомнить, что у Асцидий, от которых произошли Сальпы, дробление строго детерминированное, то более вероятной представляется гипотеза, что дробление Сальпы только кажется беспорядочным и что калиммоциты лишь временно изолируют бластомеры, которые хотя и утрачивают контакт друг с другом, но остаются детерминированными как зачатки определенных органов и продолжают свое развитие по свойственной им программе.

Отсутствие геометрической правильности в расположении бластомеров характеризует также дробление Плацентарных млекопитающих. Развитие этих животных представляет такой большой интерес с точки зрения эволюционной эмбриологии, что будет рассмотрено в специальной главе.

Неполное дробление

Поверхностное дробление

При поверхностном дроблении (которое характеризует тип *Arthropoda*) вначале происходит многократное деление ядра и центроплазмы, что приводит к образованию многочисленных, рассеянных в желтке энергид дробления (иногда их называют просто ядрами дробления). Никакой правильности в направлении митотических веретен по отношению к осям яйца и друг к другу обычно не наблюдается. Только у Медоносной пчелы установлено, что во время первых четырех митотических циклов веретена располагаются под прямым углом к направлению веретен предыдущего цикла, а затем — по длине яйца (Schnetter, 1934).

Одновременно с увеличением числа энергид дробления происходит их движение в центробежном направлении (рис. 38). Механизм этого движения неизвестен; предполагалось, что оно осуществляется благодаря силам взаимного отталкивания или сокращениям тяжелой ретикулоплазмы, связывающих энергиды дробления с периплазмой. Изучение дробления Гаплицы *Wachtliella* (Diptera) методом микрокиносъемки привело Вольфа (Wolf, 1975) к выводу, что энергиды дробления двигаются с помощью специальных органелл — миграционных звезд, являющихся дериватами митотического аппарата. По последним данным, в механизме миграции ядер дробления у Дрозофилы участвуют микротрубочки и актиновые филаменты (см.: Исаева, 1994).

Срединная часть яйца, занятая энергидами дробления, называется ядерной сферой. Внутри ядерной сферы ретикулоплазма практически отсутствует, так как она присоединяется к энергидам дробления. Эта „внутрижелточная“ фаза дробления завершается тем, что энергиды дробления входят в периплазму и сливаются с ней. В результате возникает слой синцитиальной бластодермы. Затем на поверхности

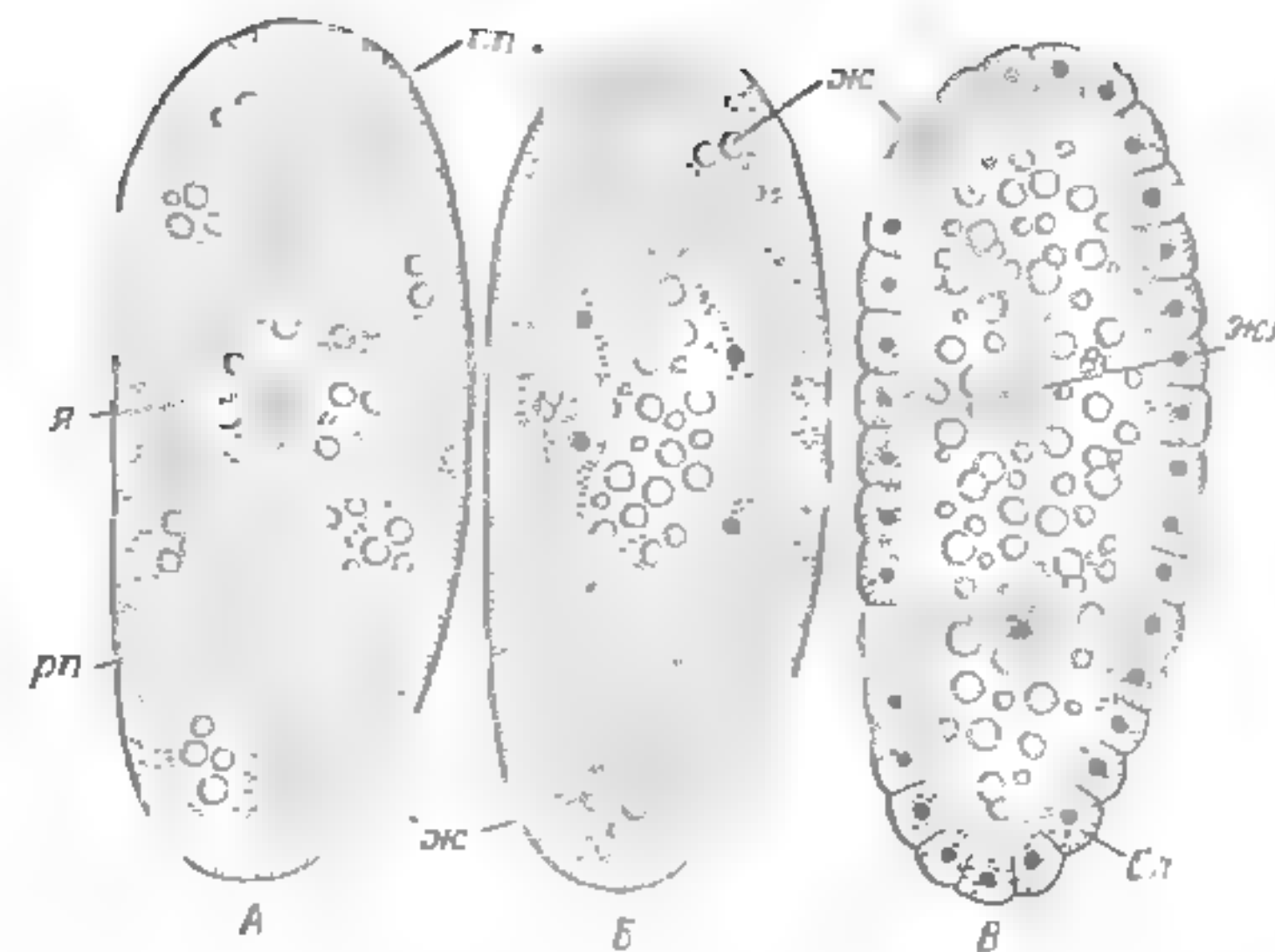


Рис. 38. Схема поверхностного дробления.

А — яйцо до начала дробления, Б — стадия внутрижелточного дробления, В — стадия бластодермы. бл — бластодерма, ж — желточные гранулы, жя — желточные ядра, пп — поритлазма, рп — ретикулоплазма, я — ядро яйца.

зародыша появляются борозды, разграничивающие отдельные клеточные территории, но не проникающие в желток; именно этой стадии поверхностное дробление обязано своим названием. Еще позднее появляются мембраны, отделяющие клетки бластодермы от центральной массы желтка.

Обычно во время центробежного движения энергид дробления некоторые из них остаются в желтке. Это так называемые первичные желточные ядра, или вителлофаги, выполняющие функцию переработки желтка. Иногда происходит миграция клеток в желток из уже сформированной бластодермы, приводящая к образованию вторичных желточных клеток. Некоторые авторы рассматривают образование желточных ядер как 1-ю фазу гаструляции (см. ниже).

У некоторых Насекомых желток с заключенными в нем ядрами с некоторым опозданием тоже распадается на отдельные клетки (так называемое вторичное дробление).

Иногда (например, у Ракообразного *Neomysis vulgaris*, — по: Вагнер, 1896) энергиды дробления входят в какую-то часть периплазмы раньше, чем в остальную, соответственно здесь раньше образуется бластодерма. Позднее в области этого „зародышевого пятна“ обычно бывают сосредоточены все важнейшие формообразовательные процессы. Иначе образуется зародышевое пятно у другого Ракообразного — *Ilopa*. Яйца *Ilopa* довольно мелкие (90–120 мк в диаметре), и поэтому энергиды дробления уже оказываются на поверхности, когда их число достигает 8. Сначала они располагаются у одного полюса (по-видимому, анимального), затем, продолжая делиться, достигают противоположного полюса, где и возникает зародышевое пятно. Непрерывный слой бластодермы на всей поверхности зародыша образуется лишь позднее (Nair, 1956).

У многих Насекомых бластодерма рано дифференцируется на эмбриональную и экстраэмбриональную части. Эмбриональная часть бластодермы утопленна и в зависимости от формы называется зародышевым диском или

зародышевой полоской, из нее развивается сам зародыш; более тонкая экстраэмбриональная (внезародышевая) бластодежда идет на построение эмбриональных оболочек (амниона и серозы). Так как обособление зародышевых листков происходит в области зародышевой полоски, эта область соответствует вегетативному полюсу.

Поверхностное дробление выработалось у Членистоногих не сразу и, по-видимому, независимо в разных подтипах, так как в каждом из них имеются виды с полным дроблением — у Мечехвостов среди *Chelicerata*, у многих Низших раков (*Elopodstraca*) и некоторых Высших (*Malacostraca*) среди *Branchiata*, у некоторых Многоножек и Первичнобескрылых насекомых дробление начинается как полное, а потом переходные формы дробления. Никогда дробление начинается как полное, а потом в пределах каждого бластомера происходит поляризация — ядро смещается к периферии, а желток скапливается по внутренней части, после чего внутренние концы бластомеров разрушаются и получается масса желтка, покрытая с поверхности бластодеждой. Таким путем происходит переход к поверхностному дроблению у *Caprellus* на стадии 16 бластомеров, а у *Caprella* — на стадии 8 бластомеров (Переяславцева, Российская, 1889).

В других случаях клеточные границы с самого начала не проникают в глубь яйца. Потом зародыш пременно распадается на клетки, а затем внутренние концы клеток сливаются и образуется бластодежда. Такой тип дробления наблюдается у Ветвистоусых раков *Daphnia* и *Holopedium*, у которых зародыш полностью разделен на клетки только на стадии 32–64 бластомеров (Baldass, 1937, 1941).

Близкие формы дробления встречаются и за пределами типа *Arthropoda*. Отставание цитоточин от деления ядер наблюдается у некоторых *Cnidaria* — у Гидроидов *Eudendrium* (Meignier, 1957) и Кораллового полипа *Serianthus* (Nyholm, 1942–1944). У *Eudendrium* на стадии 4 ядер дробления еще сохраняются следы тетраэдрического дробления; позднее в синцитиальном зародыше различаются более мелкие периферические ядра и более крупные внутренние, около которых группируются гранулы желтка; клеточные границы появляются только во время гаструляции. Синцитиальное дробление *Eudendrium* отличается от настоящего поверхностного тем, что поверхностный слой клеток представляет в первом случае только эктодерму, а во втором — бластодежду, из которой выделяются элементы всех трех зародышевых листков.

Синцитиальное дробление встречается также у некоторых Иглокожих — у Морской звезды *Fromia ghardaquana*, у Голотурии *Cuscumaria glacialis*, яйца которой имеют 1 мм в диаметре, и у Морской лилии *Isometra vivipara* (Mortensen, 1894, 1920, 1938).

Дискоидальное дробление

Дискоидальное дробление представлено у Головоногих моллюсков и Скорпионов и широко распространено у Хордовых (у *Ryosomida* среди Оболочников, у Миксин, Селяхий, Костистых рыб, некоторых Амфибий, а также у Рептилий, Птиц и Однопроходных среди Млекопитающих), т. е. групп, настолько удаленных друг от друга систематически, что сомневаться в его независимом происхождении не приходится. Этот тип дробления характеризует теноцитарные яйца, особенно богатые желтком, на анимальном полюсе которых имеется дискообразное скопление цитоплазмы, содержащее ядро. Борозда 1-го деления всегда проходит в меридиональном направлении, она рассекает цитоплазматический диск на две половины, но не проникает в желток. 2-е и 3-е деления обычно тоже меридиональные, что связано с уплощенной формой цитоплазматического диска (рис. 39), затем все или некоторые бластомеры делятся в широтном направлении, и дробление утрачивает правильность. Сначала деления имеют антиклинальный характер, т. е. их плоскости располагаются

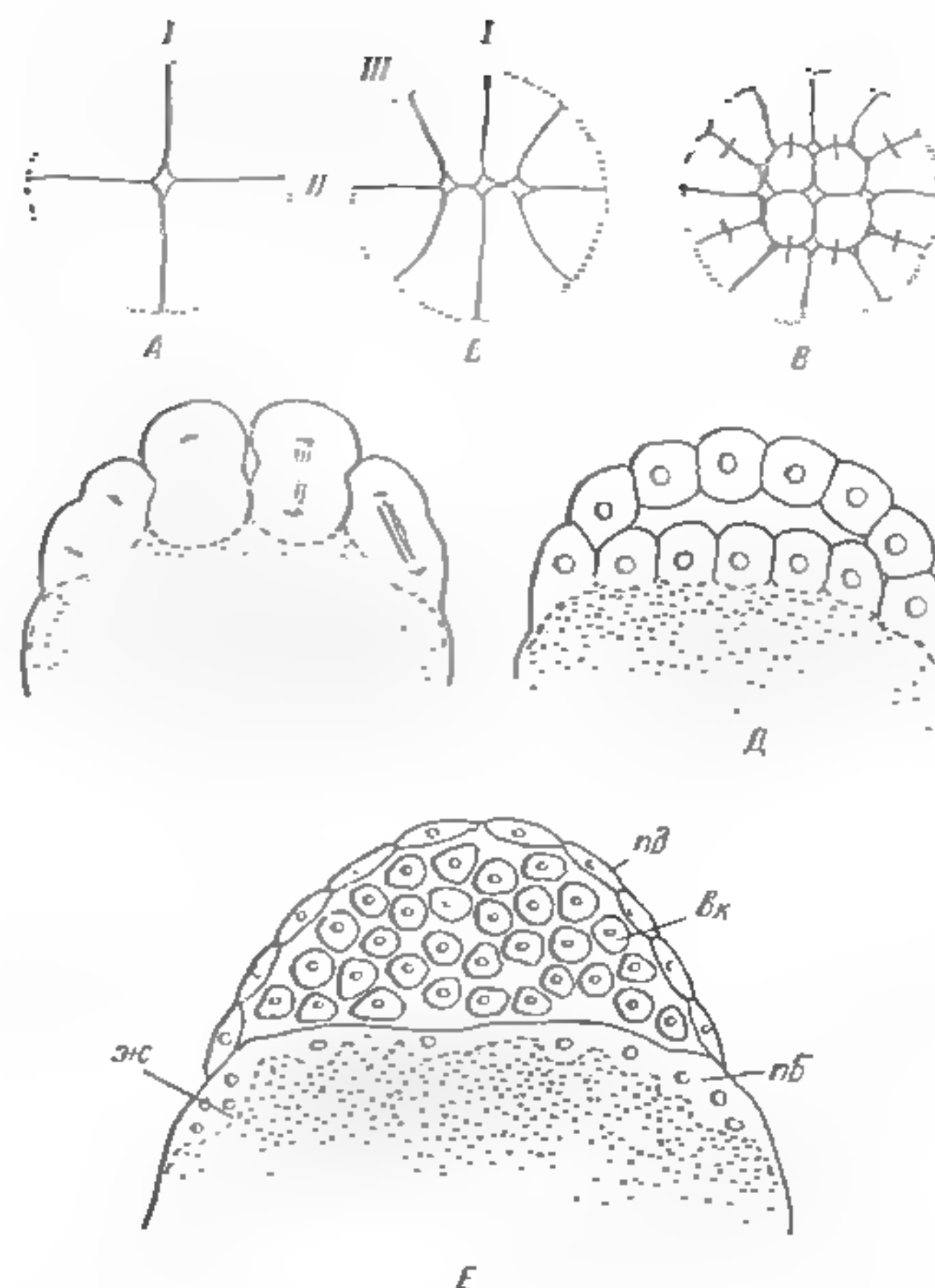


Рис. 39. Схема дискоидального дробления Костистых рыб.

А, Б и В — первые антиклинальные деления бластодиска, Г — начало периклиналильных делений, Д — ранняя бластула, Е — сформированный бластодиск. эк — внутренние клетки, ж — желток, пб — перибласт, пд — перидерма. I–III — плоскости 1, 2 и 3-го деления.

перпендикулярно поверхности зародыша, и формируется однослойный бластодиск, но, начиная с 5-го или 6-го деления, некоторые клетки в центре бластодиска делятся в периклиналильном (тангентальном) направлении, вследствие чего возникает поверхностный слой клеток, обособленных от желтка, и более глубокий слой связанных с желтком клеток (рис. 39, Г, Д); между этими слоями возникает щелевидная полость — бластоцель. В процессе последующего дробления как от поверхностного слоя, так и от глубокого отделяются клетки, заполняющие бластоцель и бластодиск становится многослойным (рис. 39, Е). У Костистых рыб в нем различаются лежащий непосредственно на желтке синцитиальный слой клеток, который называют перибластом (а также парабластом, или лецитобластом). У Вьюна в проникающих желток цитоплазматических тяжах наблюдаются направленные к бластодиску токи, вследствие которых обогащенная питательными материалами цитоплазма вливается в перибласт. У *Fundulus* к перибласту присоединяются также клетки, выселяющиеся из краевой части бластодиска (Kimmel, Law, 1985).

Самые поверхностные клетки бластодиска образуют у Костистых рыб (а также

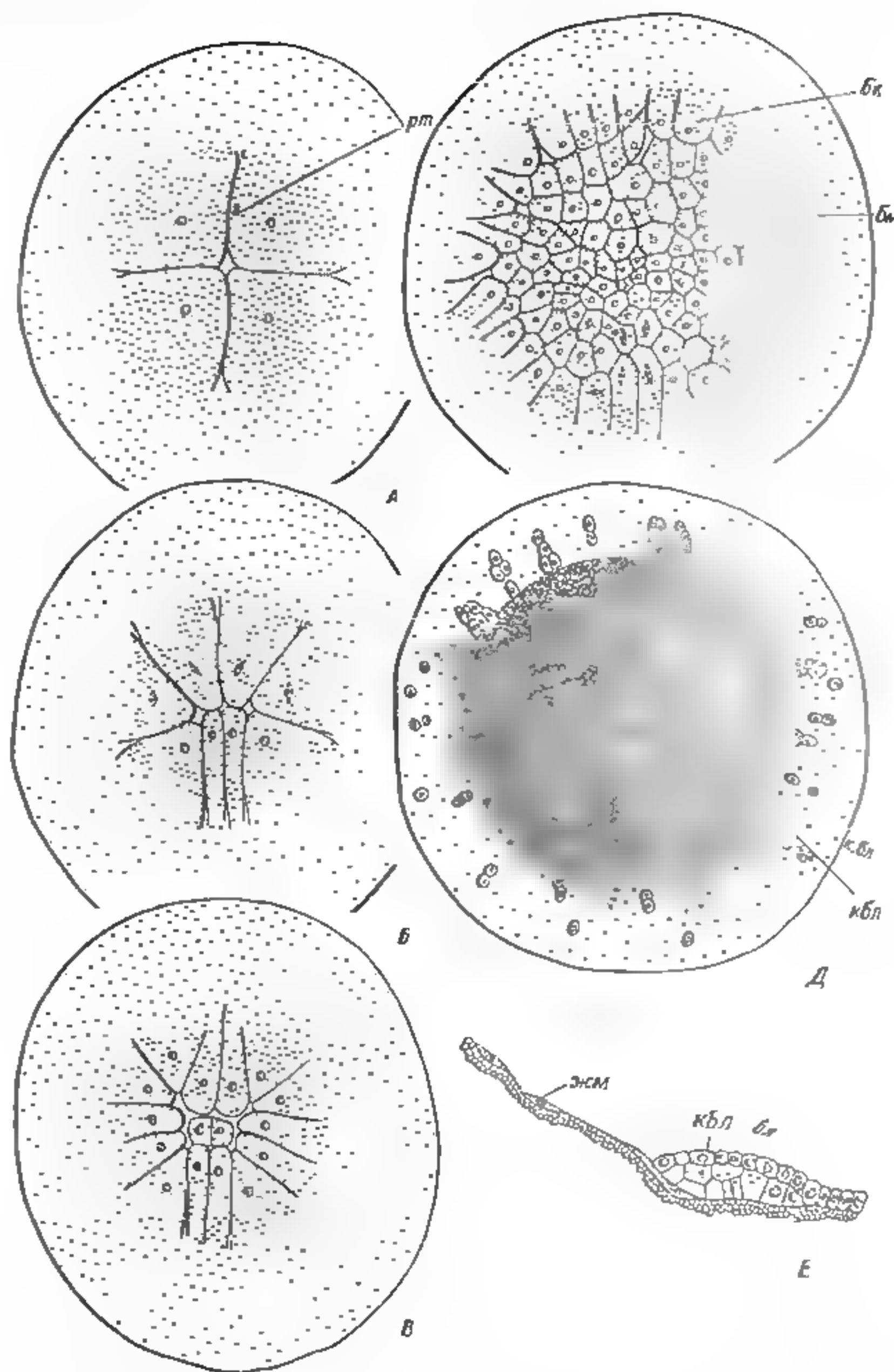


Рис. 40. Дискоидальное дробление Каракатицы и начало гаструляции (по: Vialleton, 1888).
А-Д — вид бластодиска с поверхности, Е — разрез через край позднего бластодиска. бк — бласто-
коны, бм — бластомеры, жм — желточный мешок, кбл — край бластодиска, рг — редукционный
тельце.

у Костных ганойдов, дробление которых имеет переходный характер от полного неравномерного к дискоидальному) правильный однослойный эпителий — перидерму. Перидерма не участвует в построении definitivoных органов и представляет собой нечто вроде защитной эмбриональной оболочки.

Хотя дискоидальное дробление Костистых рыб не является строго детерминированным, оно отличается большой правильностью; изменения в направлении делений клеток с каждым „шагом“ дробления настолько постоянны, что удается проследить генеалогию бластомеров и снабдить каждый из них определенным индексом. Наблюдения такого рода проведены над *Fundulus heteroclitus* (Oppenheimer, 1936) и *Brachiodanio rerio* (Kimmel, Law 1985). Оппенгеймер, окрашивая прижизненно бластомеры, выяснила их перспективное значение и составила карту расположения зачатков на стадии 16 бластомеров. Но при случайном или экспериментальном нарушении расположения бластомеров последующее развитие протекает нормально.

Дискоидальное дробление Головоногих моллюсков интересно тем, что в нем ясно выражена билатеральная симметрия (рис. 40). Борозда 1-го деления всегда совпадает с сагиттальной плоскостью; 2-е и 3-е деления меридиональны, причем из получившихся восьми все еще связанных с желтком клеток две вентральные гораздо уже остальных. Затем большинство клеток снова делится в меридиональном направлении, а узкие брюшные клетки — в широтном, причем в центре диска получаются две клетки, полностью отграниченные от желтка (рис. 39, В). С этого момента при описании развития Головоногих только такие клетки принято называть бластомерами, а клетки, сохраняющие связь с желтком, называют бластоконами. В дальнейшем бластоконы делятся поочередно то в меридиональном, то в широтном направлении, что приводит к увеличению их числа и к образованию новых бластомеров. При дроблении яиц Головоногих моллюсков периклиальные деления не происходят. Поэтому до начала гаструляции бластодиск остается однослойным (рис. 39). Затем центральная бластомерная часть бластодиска более резко обособляется от бластоконов, деление которых приводит к образованию синцитиального слоя желточной энтодермы, сходной с таковой у Костистых рыб. Интересно, что в дроблении Головоногих билатеральная симметрия полностью вытеснила всякие следы спирального дробления, свойственного остальным Моллюскам. Это является следствием не столько большого количества желтка, сколько утраты трохофорной личинки и установки развития на билатерально-симметричную ювенильную форму.

Специального упоминания заслуживает также дискоидальное дробление Скорпионов, которые по этому признаку отличаются от всех остальных Членистоногих. Коршельт и Гейдер (Korschelt, Heider, 1909) высказали вполне обоснованное предположение, что дробление яиц Скорпионов произошло от такого поверхностного дробления, при котором выход энергий дробления на поверхность желтка ограничивается областью зародышевого пятна. Возникновение дискоидального дробления у Скорпионов можно себе представить и таким образом, что ядро яйца после завершения делений созревания по каким-то причинам не отошло к центру яйца, а осталось лежать у поверхности. Поэтому зародышевый диск стал формироваться на полюсе редукционных телец. Но у всех других Членистоногих зародышевый диск соответствует вегетативному полюсу, так как именно здесь происходят процессы гаструляции (см. ниже). Из этого следует, что в телопелитальных яйцах Скорпионов в отличие от других Bilateria с телопелитальными яйцами сгущение цитоплазмы и ядро находятся не на анимальном полюсе, а на вегетативном.

Итак, дискоидальное дробление возникало в процессе эволюции много раз на основе радиального, спирального или поверхностного. Как отмечают Габаева и Карпычева (1987), только у Позвоночных этот переход совершился по крайней мере 5 раз, что может служить хорошим примером параллельной эволюции.

Завершая рассмотрение неполного дробления, следует заметить, что очень

значение лишь постольку, поскольку оно „вторично преобразовано (remodelled) процессами ранней сегрегации” (Wilson, 1892, с. 455). Предполагая, что характерное для спирального дробления смещение бластомеров может быть вызвано механическими причинами, Вильсон все же признавал, что эти причины не могут обеспечить закономерный характер чередования этих смещений, и в частности инверсию спирального дробления у некоторых Брюхоногих моллюсков.

Происхождение спирального дробления от радиального признают также Чайлд, Зивинг, Акс, Фиорони (Child, 1900; Siewing, 1969, 1979; Ax, 1984; Fioroni, 1987) и многие другие авторы. По Чайлду, преимущество спирального дробления состоит в том, что оно обеспечивает каждому бластомеру контакт с максимальным количеством других бластомеров (т. е., говоря современным языком, максимальную связность).

Главным основанием для признания примитивности радиального дробления является, по-видимому, тот факт, что оно лучше всего согласуется с правилами Гертвига. Кроме того, могли иметь значение исторические и психологические причины, так как геометрическая правильность расположения бластомеров была замечена раньше всего при радиальном дроблении, почему все остальные типы стали восприниматься как отклонения от радиального типа.

Интересные сообщения об эволюционных отношениях между разными типами дробления высказывал П. П. Иванов. „Мы не знаем, — писал он, — какая форма дробления вообще является более примитивной, вероятнее всего, радиальная; но по отношению к дроблению современных Червей можно сказать, что для них спиральное развитие есть результат вторичных изменений какого-то другого способа, может быть даже билатерального” (Иванов, 1937, с. 735). Из других его высказываний видно, что выработку спирального дробления он связывал с установкой развития на личинку трохофорного типа, подчеркивая, что между симметрией дробления и симметрией выходящего из яйца организма существует прямая связь (Иванов, 1945). Однако эти идеи можно принять лишь со значительными оговорками. Главные отличительные особенности спирального дробления — наклонное положение митотических веретен и чередование декстро- и левотропных делений — со структурой трохофоры никак не связаны. Иванов же имел в виду не спиральное дробление вообще, а его наиболее известный и специализированный вариант, свойственный Попихетам и Моллюскам, многие черты которого (раннее обособление бластомеров, дающих прото- и апикальный орган, а также соматобластов 2d и 4d, нарушающих радиальную симметрию) действительно выражают установку на трохофору, в организации которой уже проявляется билатеральная симметрия.

Иное, хотя тоже вторичное, происхождение спирального дробления принимает Богомолов (1960). Придерживаясь старой точки зрения Ланга (Lang, 1884) на происхождение Плоских червей от Гребневиков, Богомолов пытается вывести спиральное дробление из дисимметричного дробления последних. Этот переход от одного типа дробления к другому произошел якобы путем выпадения одного меридионального деления, а смещение бластомеров в декстро- и левотропных направлениях Богомолов объясняет (вслед за Ивановым, 1955) „сменой поступательно-вращательного движения исходных пелагических форм на прямолинейно-поступательное движение”. Однако выведение спирального дробления из крайне специализированного даулучевого дробления Гребневиков невозможно хотя бы уже потому, что у Гребневиков и Плоских червей представлены прямо противоположные отношения между первичной полярностью яйца и орально-аборальной осью гастролы (см. выше). К более подробному критическому разбору взглядов Богомолова мы вернемся позднее.

Зивинг (Siewing, 1969) и многие другие авторы считают, что спиральное дробление возникло в процессе эволюции один раз, и все группы, которым оно свойственно (Spiralia), связаны тесным родством. С другой стороны, Штейнбек (Steinböck, 1958a,

1958b) не придает дроблению фалогенетического значения и полагает, что спиральное дробление возникало в процессе эволюции несколько раз под влиянием слишком тесной яйцевой оболочки (гипотеза „смирительной рубашки”). При всей своей механистичности эта идея не лишена оснований, так как при искусственном удалении яйцевой оболочки пространственные отношения между бластомерами часто нарушаются. Однако Акс (Ax, 1961), возражая Штейнбеку, справедливо напоминает, что у Polycladida оболочки очень просторные, а дробление протекает по спиральному типу. То же можно сказать о некоторых Немертинах (см.: Delsman, 1915).

В отличие от вышеназванных авторов Захваткин (1949) считает спиральное дробление наиболее примитивным для Metazoa, так как элементы этого типа дробления наблюдаются даже при формировании колоний из генеративных клеток у Volvox. Эта точка зрения получила поддержку со стороны Шмидта (1951; 1956), который выводит все типы дробления из спирального. Рассмотрим ее более внимательно.

Как уже упоминалось, Захваткин выводил Metazoa от Жгутиконосцев из отряда Protomonadina, в жизненном цикле которых, по его предположению, была стадия палинтомических делений зиготы, приводящая к образованию расселительных зооспор. Возникновение Многоклеточных животных было связано с тем, что зооспоры перестали „разбегаться” и образовали синзооспору. Дробление яйца рекапитулирует процесс палинтомического деления зиготы анцестрального Протозоона. Поскольку у Protomonadina палинтомические колонии неизвестны, Захваткин был вынужден в качестве прототипа дробления использовать процесс формирования колонии у Phytomonadina, который протекает по типу табличной палинтомии (с этой формой дробления мы уже познакомились на примере Leucosolenia). Дробление зиготы или бесполой гонидии осуществляется исключительно путем продольных (параллельных главной оси яйца) делений, но формирующаяся палинтомическая табличка искривляется из-за наклонного положения митотических веретен. Последнее сближает дробление Volvox со спиральным, которое, по мнению Захваткина, легче, чем любой иной тип дробления, сводится к табличной палинтомии, что указывает на его примитивность. С этой точки зрения, стенка бластулы есть искривленная палинтомическая табличка, а антиклинальные деления клеток при дроблении соответствуют продольным делениям Жгутиконосцев. Захваткину еще не было известно наличие табличной палинтомии у Leucosolenia, но он придавал большое фалогенетическое значение процессу экскурвации у Известковых губок. Следы экскурвации он видел и в смене направления врезающихся борозд дробления у Cnidaria и Steenophora. Однако, как бы ни было велико сходство в начальных стадиях развития Volvox — организма растительной природы — и некоторых Губок, совершенно очевидно, что речь может идти только о параллелизме или конвергенции. Нет никаких оснований полагать, что так же протекает развитие у предполагаемых протомонадных предков Metazoa; более того, можно с уверенностью утверждать обратное, так как современные Protomonadina палинтомических колоний не образуют.

Против идей Захваткина свидетельствует и тот факт, что дробление большинства низших Metazoa не отличается такой стабильностью и геометрической правильностью, какая характеризует табличную палинтомии. Как показали наблюдения последних лет (которые еще не могли быть известными Захваткину), развитие колонии Volvox имеет детерминированный характер — направление плоскостей деления и взаимное расположение клеток настолько постоянны, что разрешают проследить их генеалогию и окончательную судьбу (Stagg, 1969; Десницкий, 1980; Green, Kirk, 1981). У V. carteri при формировании бесполой колонии при 6-м делении (т. е. при переходе к стадии 64 клеток) в области, примыкающей к фиалопору, некоторые клетки делятся неравномерно, вследствие чего обособляется 16 более крупных клеток, которые, отделившись от себя несколько более мелких клеток, становятся бесполой гонидией. При развитии женских колоний обособление клеток-предшественниц макрогамет происходит

на стадии 128 клеток, а в мужских колониях андрогонидии обособляются только при самом последнем делении. Такая геометрическая правильность дробления Книдарий не свойственна. Беспорным наследием протозойных предков следует считать только врезанный характер борозд дробления. Поэтому более правдоподобной представляется точка зрения, высказанная Жинкиным (1951), который полагал, что первичным является беспорядочное (анархическое) дробление. „Из первичного недетерминированного дробления, обладающего слабой интегрированностью и высокой регулятивной способностью, возникает, с одной стороны, спиральный и, с другой стороны, радиальный тип дробления” (Жинкин, 1951, с. 72). Билатеральное дробление, по мнению Жинкина, может быть выведено как из спирального, так и из радиального и даже непосредственно из анархического типа.

Однако едва ли правильно называть дробление Cnidaria при всей его неустойчивости анархическим. Просто из-за слабой интеграции зародыша, отсутствия яйцевых оболочек и слабости связей между бластомерами их расположение легко нарушается случайными причинами. Выше я называю этот тип дробления тетраэдрическим, так как такое расположение чаще всего имеют бластомеры на 4-клеточной стадии.

Оригинальная точка зрения на рассматриваемую проблему была высказана Гринбергом (Greenberg, 1959). Исходя из представления, что ранние стадии онтогенеза проявляют в процессе эволюции большую консервативность, Гринберг исключает возможность перехода от одного типа дробления к другому. В то же время он придает дроблению большое филогенетическое значение и на этом основании приходит к выводу о полифилиетическом происхождении Metazoa. В частности, Гринберг полагает, что Cnidaria могли произойти только от таких колониальных Простейших, у которых дробление имело „случайный”, т. е. беспорядочный, характер (как у *Synura*), а Plathelminthes — от колоний с правильным детерминированным дроблением (как у *Volvox*). Хотя в дисимметричном дроблении *Stenophora* Гринберг усматривает сходство, с одной стороны, с радиальным дроблением Cnidaria, а с другой — с двулучевым (дугтизм) дроблением *Ascoela*, он все же склоняется к тому, что Гребневики представляют 3-ю независимо возникшую группу Metazoa.

Я надеюсь, что ниже мне удастся достаточно убедительно показать возможность глубоких преобразований в процессе дробления, а о том, что различные варианты дробления имеются даже в пределах одного класса (например, у Нематод), уже говорилось выше. Поэтому существование значительных вариаций в ходе дробления несколько не противоречит идее монофилиетического происхождения Metazoa.

Мои представления об эволюции процессов дробления уже изложены ранее (см.: Иванова-Казас, 1995), но, ознакомившись с данными Анакиной (1981), я вынуждена внести в них некоторые коррективы. Теперь эта проблема представляется мне в следующем виде.

С точки зрения гипотез происхождения Metazoa от колониальных Простейших, примитивными типами дробления следует считать такие, которые осуществляются путем исключительно меридиональных делений. Это наблюдается при табличной ооцитогонии *Leucosolenia complicata* и при дроблении, обозначенном выше как тетраэдрическое. Разница между этими двумя типами дробления состоит в том, что у *Leucosolenia* бластомеры сохраняют связи друг с другом и потому образуют пластинку, а осферивание зародыша происходит путем некурвации. В случае же тетраэдрического дробления бластомеры обладают подвижностью, осферивание происходит путем их перегруппировки и начинается этот процесс очень рано — еще при 2-м делении, что и приводит к образованию тетраэдра.

По-видимому, дробление *Leucosolenia* следует считать более примитивным (хотя раннее разделение бластомеров на микро- и макромеры не является примитивной чертой). Дальнейшая эволюция дробления была связана с выработкой различных механизмов осферивания. У большинства низших Metazoa бластомеры получили,

так сказать, свободу и стали формировать более компактную сферическую группу путем перемещений; так возникло тетраэдрическое дробление; позднее наряду с меридиональными делениями появились экваториальное и широтные. Другое направление эволюции реализовалось у Сиконидных губок, у которых после трех меридиональных происходит экваториальное деление. Хотя свободное дробление *Susop* проявляет черты сходства с радиальным, оно, несомненно, возникло независимо от такового остальных Metazoa и представляет собой конечный пункт эволюции. Все остальные типы дробления развились на основе тетраэдрического.

Как мы уже видели, тетраэдрическое дробление легко переходит в псевдоспиральное, которое в свою очередь можно считать предшественником настоящего спирального дробления, причем на смену постмитотическим перемещениям бластомеров приходят определенным образом ориентированные деления, что можно расценивать как рационализацию онтогенетического механизма.

Как мы видели, в пределах типа Cnidaria на основе тетраэдрического дробления возникает и радиальное дробление. Однако не следует думать, что радиальное дробление Bilateria может быть выведено непосредственно из такового Cnidaria. Это невозможно хотя бы потому, что у многих Книдарий уже установились отношения между первичной осью яйца и анимально-вегетативной осью зародыша, обратные таким, какие характерны для Bilateria.

По-видимому, тетраэдрическое дробление было свойственно еще первичным Bilateria, так как его следы помимо настоящих Spiralia встречаются у Priapulida, Gastrotricha, Nemathelminthes и Gordiacea (Жинкин, 1955) и даже у одной пятой всех зародышей Ланцетника (Wilson, 1893). Поэтому радиальное дробление могло выработаться у самих Bilateria на основе тетраэдрического, но не исключено также, что оно возникло на основе псевдоспирального или слабо специализированного (гомоквадрантного) спирального, так как в настоящее время все большее признание получает идея, что Вторичноротые (для которых характерно радиальное дробление) представляют собой филогенетическую ветвь, довольно поздно отделившуюся от основного ствола Первичноротых. В пользу этого предположения свидетельствуют следующие факты. Класс Phoronida характеризуется радиальным дроблением, но у *Phoronopsis viridis* описано довольно правильное спиральное дробление (Rattenbury, 1954). Явные признаки спирального дробления наблюдаются у Chaetognatha (Kuhl, Kuhl, 1965), Pterobranchia (Lester, 1988a) и Pogonophora (см. ниже), которые в других отношениях стоят ближе к Вторичноротым. Наконец, у Коловраток и некоторых Ракообразных спиральное дробление приобрело признаки, сближающие его с радиальным.

Что касается билатерального дробления, то (если не считать приведенные выше высказывания П. П. Иванова) его вторичное происхождение можно считать общепризнанным. Вильсон (Wilson, 1893) подчеркивает, что билатеральное расположение бластомеров не может быть объяснено механическими причинами взаимного давления, распределения желтка и т. д., почему этот тип дробления имеет „наследственную природу”. Причиной же возникновения билатерального дробления, как уже упоминалось, следует считать установку развития на билатерально-симметричный организм.

В большинстве из рассмотренных примеров билатеральное дробление без труда выводится из радиального (Асцидии) или спирального (Скребни). Гетероквадрантность есть в сущности уже первый шаг в сторону билатеральной симметрии, которая затем проявляется в положении и характере делений соматобластов 2d и 4d. У Олигохет и Пиявок после нечала деятельности эктодермальных телобластов дробление фактически становится билатеральным.

Гораздо труднее понять, каким образом возникли наиболее характерные варианты билатерального дробления, представленные у Нематод и Гастротрих. В дробле-

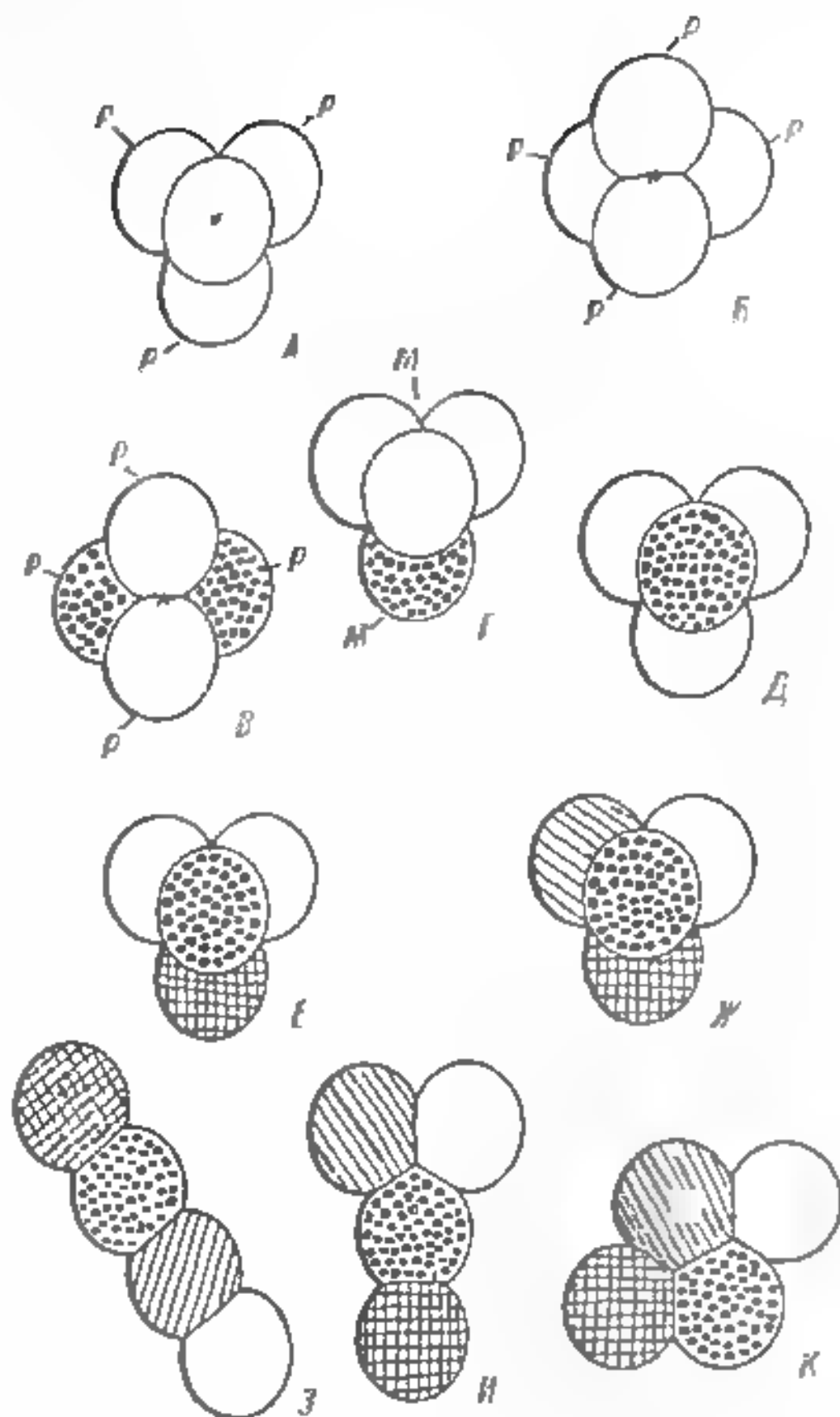


Рис. 42. Типы симметрии при тетраэдрическом расположении бластомеров и производных от него (по: Иванова-Казас, 1995).

А — тетраэдр как трехгранная пирамида, вид с вершины; Б — тетраэдр, повернутый к зрителю одной парой бластомеров; В — тетраэдр, в котором одна пара бластомеров отличается от другой; Г — один бластомер (задний) отличается от остальных; Д — отличается один (брюшной) бластомер; Е — индивидуальные отличия присущи двум бластомерам; Ж — все бластомеры разнокачественны; З, И и К — различные варианты расположения четырех разнокачественных бластомеров в одной плоскости. М — медианная плоскость, Р — радиусы.

бластомер обычно содержит материал энтодермы и определяет положение blastopore и брюшной стороны тела (рис. 42, Д).

Если же индивидуальные особенности появляются у двух бластомеров, медианная плоскость обязательно должна пройти через оба эти бластомера, что можно видеть, например, у *Theristus* (см. рис. 32, Б) и других Нематод, у которых по медианной линии лежит спереди EMSI, а сзади P₂. Теоретически можно себе представить и тетраэдр, состоящий из четырех разнокачественных бластомеров (рис. 42, Ж), но в природе такая модель существовать не может, так как она означала бы асимметричное расположение зачатков в организации яйца билатерально симметричного животного. Поэтому у большинства Нематод появились такие типы 4-клеточной стадии, при которых все 4 бластомера лежат в одной плоскости (рис. 42, З-К). Особенно широкое распространение получила стадия ромба, характеризующаяся

наиболее компактной группировкой бластомеров. Разные виды Нематод приходят к стадии ромба разными путями, чаще всего — путем перемещения бластомеров; по-видимому, и в процессе эволюции эта стадия возникла несколько раз независимо.

Высказанные выше соображения конечно, не могут объяснить происхождение всех существующих вариантов дробления яиц Нематод и Гастротрих, но они все же разрешают сделать вывод, что билатеральное дробление этих животных возникло не в результате наложения билатеральной симметрии на какую-то существовавшую ранее форму упорядоченного дробления (радиальную или спиральную), а непосредственно на основе тетраэдрического дробления, при котором первичная полярность еще не стала осью дробления.

В то же время надо полагать, что по мере выработки более специализированных и детерминированных вариантов дробления происходило и усложнение организации яйца, которое могло сопровождаться усилением первичной полярности или, наоборот, ее ослаблением и замещением новой полярностью (например, передне-задней), подчиненной морфологическим осям позднего зародыша или взрослого животного.

Проблема эволюции типов дробления имеет и филогенетический аспект. Самыми примитивными Bilateria считаются Турбеллярии, у которых уже представлено настоящее спиральное дробление и первичная ось яйца является также осью дробления. С другой стороны, у Нематод и Гастротрих наблюдается гораздо более примитивный тип дробления, близкий к тетраэдрическому, при котором первичная полярность яйца, по-видимому, не играет в развитии существенной роли. Не означает ли это, что Bilateria имеют дифилетическое происхождение? Я полагаю, что двоякого ответа на этот вопрос достаточных оснований нет. По всей вероятности, тетраэдрический тип дробления был присущ не только Книдариям, но и первичным Bilateria. Своеобразие Нематод и Гастротрих состоит только в том, что эволюция дробления их яиц с самого начала пошла в сторону выработки билатерального типа. Это можно объяснить в духе идеи П. П. Иванова об установке развития отсутствием у этих животных ресничной пелагической личинки, в организации которой еще сохраняются элементы радиальной симметрии. Такая личинка имеется у большинства водных Bilateria. Филогенетическое возникновение билатеральной симметрии у взрослых животных было связано с их переходом к донному ползающему образу жизни, поэтому и в онтогенезе установление этого типа симметрии приурочено к стадиям метаморфоза. В эволюции Нематод и Гастротрих пелагическая стадия, по-видимому, утрачена очень давно; они ведут ползающий образ жизни сразу после выплывания из яйца, из-за чего выработка билатеральной симметрии сдвинулась на ранние эмбриональные стадии; их расхождение с Турбелляриями могло произойти еще до выработки у последних спирального дробления. Многие авторы подвергают сомнению филогенетическое единство типа Nemathelminthes (см.: Малахов, 1986а). То обстоятельство, что дробление яиц Скребней и Коловраток может быть выведено из четвертного спирального, а у Нематод и Гастротрих — из тетраэдрического, может служить аргументом в пользу представления об искусственном объединении под названием Nemathelminthes групп различного филогенетического происхождения.

Несколько слов следует сказать и о дисимметричном дроблении. Оно протекает у разных видов Гребневиков совершенно сходно, что лишает нас возможности высказывать какие-либо соображения о его происхождении и эволюции. Можно только отметить, что оно стоит ближе всего к радиальному дроблению. Фримен (Freeman, 1983) отмечает ряд сходств в дроблении яиц Гребневиков и Гидроидной медузы *Aglaia*, хотя и признает эти сходства результатом параллельной эволюции.

О происхождении ортогонального дробления ничего определенного сказать

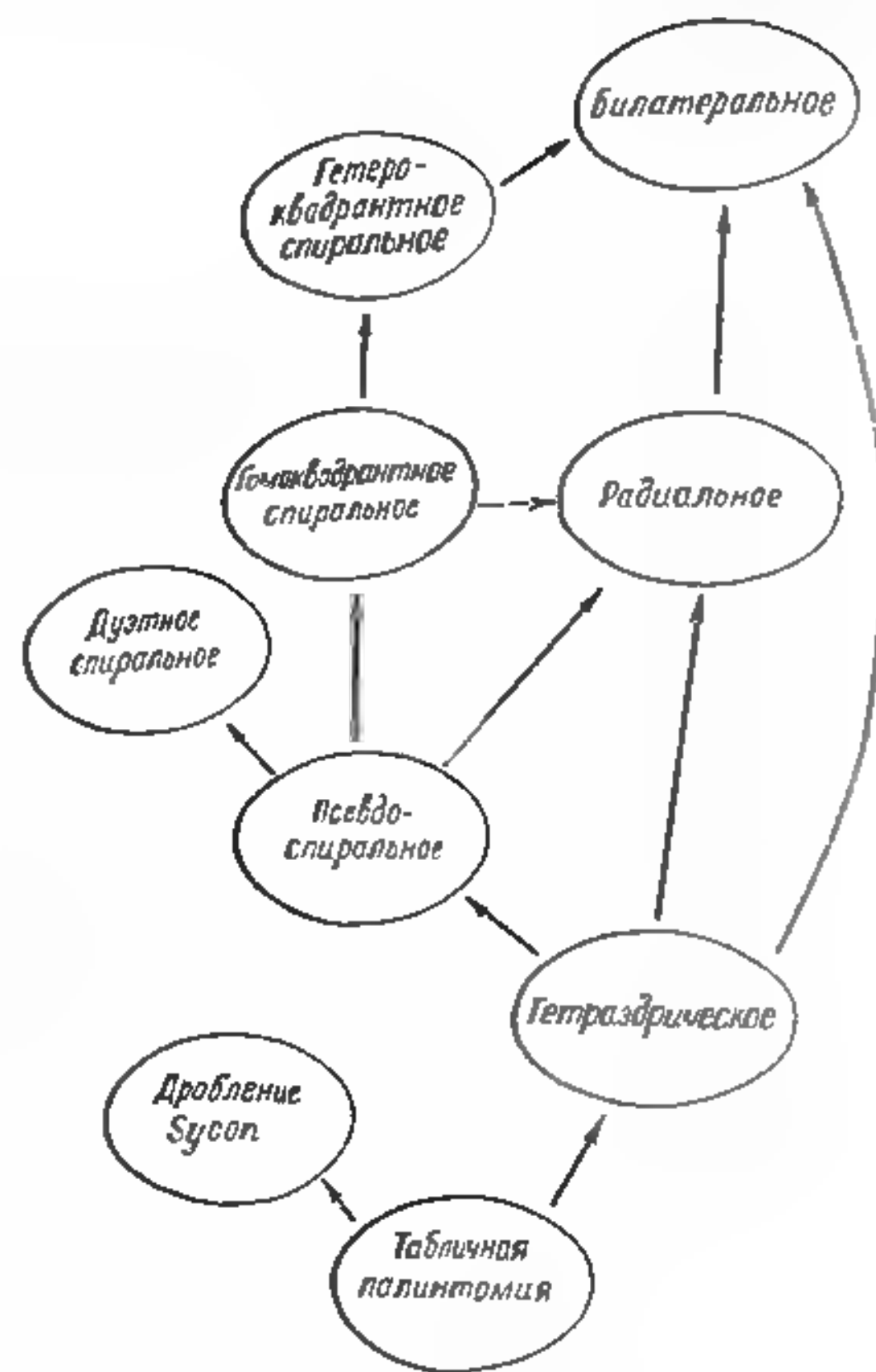


Рис. 43. Эволюционные отношения между различными типами полного дробления (схема).

нельзя, а так называемому беспорядочному дроблению мы уже уделили достаточно внимания выше.

Таким образом, различные типы дробления представляют собой не случайные вариации этого процесса, а выражают различные направления его эволюции. Эволюционные отношения между различными типами полного дробления схематически изображены на рис. 43.

Эволюция спирального дробления

Спиральное дробление так широко распространено и проявляется в таких разнообразных формах, что его эволюция заслуживает специального рассмотрения. Как уже отмечалось, спиральное дробление может быть выведено из псевдоспирального. Но отличается от него тем, что первичная ось яйца становится осью дробления и животных делений, обусловленных наклонным положением митотических веретен. Следы псевдоспиральности (постмитотические смещения blastomeres) часто наблюдаются и в тех случаях, когда по остальным признакам дробление является настоящим спиральным, например у Немертин (Coe, 1899; Wilson, 1900), Олигохет

(Светлов, 1923), Хитонов (Metcalf, 1893), Брюхоногих моллюсков (Schmidt, 1894; Sponkhin, 1897) и др. По-видимому, все три основные формы спирального дробления — квартетная, дуэтная и сольная возникли на основе псевдоспирального независимо друг от друга, хотя иногда квартетное дробление вторично приобретает сходство с сольным. Тем не менее в литературе долго обсуждался вопрос, какую форму спирального дробления следует считать первичной.

Большинство зоологов и эмбриологов (Heider, 1914; Шмидт, 1951; Богомоллов, 1960; Федотов, 1966; Ах, Dörjes, 1966; Siewing, 1969; Reisinger et al., 1974; Costello, Henley, 1976; Ах, 1984; Thomas, 1986; Fioroni, 1987) считают первичным дробление квартетного типа; при этом нередко имеется в виду его высокоспециализированная форма (Spiral-Quartet-4d-Furchung у немецких авторов). Другие авторы (Bresslau, 1909; Greenberg, 1959; Иванова-Казас, 1959; Cather, 1971; Иванов, Мамкаев, 1973) высказываются за примитивность дробления дуэтного типа. Эти разногласия в значительной степени зависят от того, как разные авторы представляют себе филогенетические отношения между различными группами животных. Так, Ах, Дерьес (Ах, Dörjes, 1966) и Зивинг (Siewing, 1969) считают Плоских червей деградировавшими Coelomata, из чего вытекает и вторичное происхождение собственного Бескишечным турбелляриям дуэтного дробления.

Богомоллов (1960), как уже упоминалось, выводил квартетное спиральное дробление Плоских червей из октетного дробления Гребневилов; по его мнению, дуэтное дробление Бескишечных турбеллярий представляет собой следующую стадию эволюции. В защиту этих представлений Богомоллов выдвигает целую систему аргументов, которые мы рассмотрим более внимательно.

По наблюдениям Богомоллова, у *Convoluta borealis* наряду с основным дуэтным типом дробления встречается, как исключение (в 1 % случаев), квартетное и одиолучевое дробление. Эти вариации он связывает с колебаниями в ядерно-плазменном отношении яиц. Как известно, в яйцах эти отношения сильно отклоняются от таковых в большинстве соматических клеток в пользу цитоплазмы; во время дробления число ядер увеличивается, а общий объем цитоплазмы не изменяется, что приводит к нормализации ядерно-плазменных отношений. Если „ядерно-плазменное напряжение“ яйца с самого начала ниже обычного, для его устранения требуется меньше делений. Такое укорочение периода дробления происходит, по Богомоллову, за счет выпадения одного из первых меридиональных делений, что и приводит к уменьшению числа макромеров. Одно такое выпадение произошло при переходе от Гребневилов к Polycladida, у которых дробление протекает по квартетному типу, второе — при переходе к Ascoela. При полном выпадении меридиональных делений получается одиолучевое спиральное дробление. Вся совокупность представлений Богомоллова выражена им в следующем высказывании: „Считая первичной у форм со спиральным дроблением установку развития на личинку трохофорного типа, по многим данным гомологичную цидиппондной личинке Stenophora, мы ищем корни спирального типа развития в двусимметричном развитии гребневилов и выводим квартеты Polyclada (или низших Rhabdocoeia) из октетов Ctenophora, допуская выпадение 3-го синхронного деления из процесса дробления и появление чередования дексиотропных и леотропных делений благодаря смене характера движения у исходных форм — поступательно-вращательного на прямолинейное; допуская далее выпадение 2-го, а затем и 1-го деления, мы выводим обычное для Ascoela 2-лучевое спиральное дробление и редуцированное 1-лучевое спиральное дробление“ (Богомоллов, 1960, с. 204).

Нетрудно заметить, что вся эта концепция покоится на очень шатких основаниях. Теория ктенофорного происхождения Турбеллярий современными зоологами не поддерживается (см.: Беклемишев, 1964; Ливанов, 1955; Федотов, 1966; Иванов, Мамкаев, 1973) и представляет теперь лишь исторический интерес. Сходство цидиппондной личинки с трохофорой весьма сомнительно, а выведение ресничного шнура,

перепоясывающего моллюсковую личинку в поперечном направлении, из восьми меридиональных рядов гребных пластинок представляется искусственной натяжкой. Более вероятно, что ресничный аппарат моллюсковой личинки и трохофоры развился на основе более или менее равномерного ресничного покрова, тем более что сама моллюсковая личинка свойственна только наиболее высокоорганизованным турбелляриям — Polycladida (см.: Иванова-Казас, 1985б, 1986а). Вообще личинка трохофорного типа не является изначальным признаком Bilateria, и установка развития на такую личинку есть вторичный продукт эволюции. Невозможность вывести из плоских червей из Гребневиков очевидно еще и потому, что в этих группах наблюдаются прямо противоположные отношения между личинкой полнотелостью яйца и анимально-вегетативной полнотелостью гастротрофы.

Мысль о существовании связи между возникновением спирального дробления и изменением характера движения заимствована Богомоловым у Ливанова, который писал: „У планарий могли дифференцироваться брюшная и спинная стороны в связи с тем, что поступательное движение исходных пелагических гастротроф абсорбальным концом вперед со слабым вращением по спирали заменяется прямолинейным. Смена декситропных и леотропных делений была достаточна, чтобы дать прямолинейное поступательное движение“ (Ливанов, 1955, с. 100–101). Остается совершенно непонятным, каким образом тип дробления яйца может оказывать влияние на характер движения личинки или взрослого животного, и наоборот. Кроме того, для большинства трохофорных личинок характерно как раз не прямолинейное движение, а вращательное абсорбальным полюсом вперед.

Мало обосновано и утверждение Богомолова, что дробление с образованием октетов, квартетов, дуэтов или единичных микромеров зависит от ядерно-плазменного отношения яйца. Эти отношения могут сильно отличаться даже у близкородственных видов, не вызывая сколько-нибудь существенных различий в ходе дробления. Так, например, у некоторых Гребневиков (*Bolito*, *Eucharis* и др., — Chail, 1892) наблюдается диссогония, при которой животное проходит два периода репродуктивной активности: на стадии цидиплоидной личинки и после завершения метаморфоза. При этом личинки производят яйца вдвое меньших размеров, чем взрослые Гребневики, но развитие таких „карликовых“ яиц протекает обычным путем с образованием октетов.

Сама идея, что в процессе эволюции дробления одно деление может выпасть, лишена всякого смысла. Выравнивание ядерно-плазменного отношения может произойти на одно или несколько делений раньше, но никакого отношения к геометрии дробления это не имеет. Если бы у Acoela в прямом смысле слова выпало бы одно из меридиональных делений, то 2-е деление яйца должно было бы быть декситропным. На самом же деле у Acoela, как и при квартетном дроблении, 2-е деление леотропное. В этом отношении гораздо более остроумно предположение Зивинга (Sieving, 1969), что дуэтное дробление развилось из квартетного путем усиления леотропности 2-го деления, что повлекло за собой и соответствующие изменения в проспективном значении бластомеров (но с не меньшим основанием можно предположить и обратное). Вообще главные различия между квартетным и дуэтным дроблением проявляются лишь при 3-м делении, когда начинается отделение микромеров (квартетами или парами) и каждый новый квартет или дуэт микромеров оттесняет предыдущий к анимальному полюсу.

Костелло и Хенлей (Costello, Henley, 1976), тоже признающие примитивность квартетного дробления, пытаются объяснить возникновение дуэтной и монетной (однолучевой) формы адаптацией дробления к формированию билатерально-симметричного организма; в частности, они придают большое значение тому, что у Acoela и Усоногих раков нет трохофорной личинки. При этом монетный тип дробления они считают в этом смысле самым совершенным. Эти рассуждения базируются на двух

ошибочных представлениях: 1) что в организации трохофоры преобладает радиальная симметрия и 2) что развитие с трохофорной личинкой для Турбеллярий гервично.

Гуреева и Мамкаев (1985) на основании собственных наблюдений и анализа литературных данных пришли к выводу, что наличие интерфазных перемещений бластомеров и значительных (но не выходящих за пределы дуэтного типа) вариаций в ходе дробления свидетельствуют об исходной примитивности дуэтного дробления у Acoela и о становлении его в пределах этой группы. По их мнению, „дуэтное и квартетное дробление турбеллярий развились независимо и параллельно из неустойчивого дуэтно-квартетного дробления, свойственного их предкам“ (Гуреева, Мамкаев, 1985, с. 1792).

Для решения вопроса об эволюционных отношениях между дуэтной и квартетной формами спирального дробления большой интерес представляет факт, что обе эти формы встречаются в пределах одного типа Plathelminthes. Поэтому дробление плоских червей заслуживает более подробного рассмотрения.

Как известно, у Plathelminthes формируются яйца двух типов: эндолецитальные и экзолецитальные. Эндолецитальные яйца, как обычно, содержат желток; они представлены у Турбеллярий из отрядов, объединяемых под названием Archiophora (Acoela, Catenulida, Macrostomida и Polycladida). Экзолецитальные яйца характеризуют остальных Турбеллярий (Neophora) и прочих Плоских червей. Они лишены желтка, но откладываются в капсулах, которые содержат также некоторое количество (иногда очень значительное) специальных желточных клеток, служащих для питания зародыша. Присутствие желточных клеток оказывает модифицирующее влияние на процессы дробления и последующего развития.

У Archiophora представлено спиральное дробление, дуэтное у Acoela и квартетное у Catenulida, Macrostomida и Polycladida, и лучше всего оно изучено у последних. У Polycladida леотропность 2-го деления выражена очень ясно, так что на стадии 4 бластомеров последние располагаются в форме тетраэдра, причем анимальные бластомеры A и C часто бывают несколько меньше вегетативных B и D, что еще больше напоминает дуэтное дробление (Lang, 1884). Лишь после отделения 1-го квартета микромеров квартетный характер дробления Поликладид становится очевидным. Иногда бластомер D бывает несколько крупнее остальных, т. е. наблюдается слабая гетероквандратность.

Своеобразие дробления Polycladida состоит в том, что микромеры 4-го квартета имеют гораздо большие размеры, чем макромеры. После эпителиальной гастротрофии все бластомеры, обычно дающие энтодерму (т. е. 4A–4D и 4a–4c), разрушаются и используются зародышем как питательный материал, а кишечник и основная часть мезодермы формируются за счет микромера 4d (Lang, 1884; Surface, 1907). Бластомер 4d делится на энтобласт 4d¹, представляющий чистую энтодерму, и клетку 4d², имеющую смешанную природу; после двух митотических циклов за ее счет получают две энтодермальные клетки (энтеробласты 4d²¹¹ и 4d²²¹) и два первичных мезобласта (4d²¹² и 4d²²²), которые дают начало двум неправильным мезодермальным полоскам. Соматическая пластинка у Поликладид не формируется, соответственно и бластомер 2d ничем не отличается от других микромеров 2-го квартета.

Приведенное выше описание развития относится к *Planocera inquilina* и считается типичным для Polycladida вообще. Однако в развитии других представителей этого отряда встречаются некоторые отклонения. По данным Трубиной (1995), у *Notoplana humilis*, *Prosthiostomum ostreae* и *Cycloporus japonicus* микромер 4d делится в сапигитальной плоскости, из чего можно заключить, что у всех них имеется парный зачаток энтодермы. Но первичные мезобласты (пара крупных клеток, лежащих симметрично у заднего конца зародыша) найдены только у *Cycloporus*. Заслуживает также упоминания тот факт, что у *Notoplana humilis* в формировании кишки участвуют все микромеры 4-го квартета, которые не подвергаются дегенерации

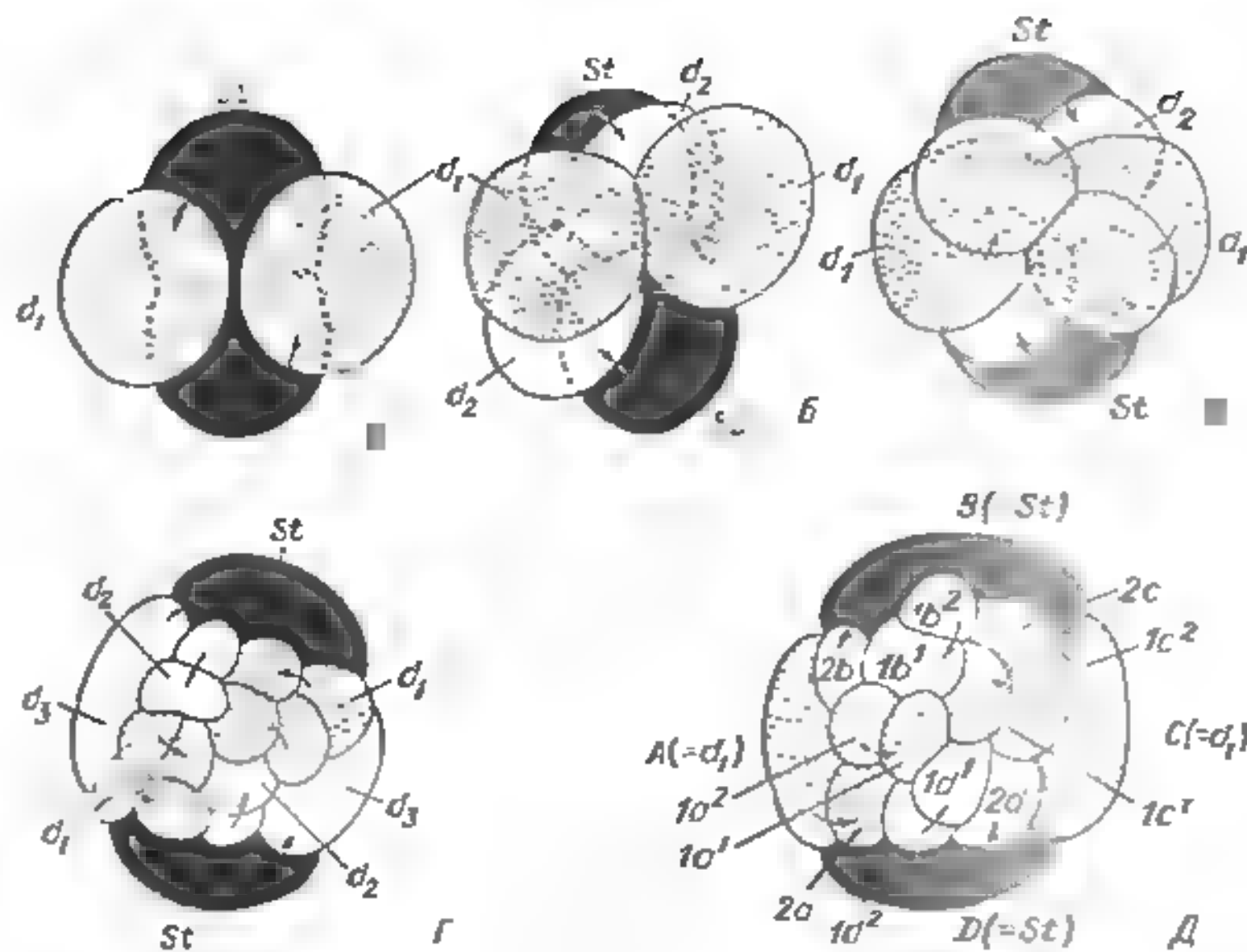


Рис. 44. Дробление яйца Турбеллярии *Macrostomum appendiculatum* (по: Seilern-Aspang, 1957).

А — стадия 4 бластомеров; Б, В и Г — стадии дробления, протекающего по дуэтному типу; Д — стадия дробления квартетного типа. Исходные два бластомера (St) зачернены, микромеры 1-го дуэта (d_1) отмечены пунктиром.

и продолжают делиться; это следует расценивать как примитивный признак.

В дроблении некоторых представителей отр. Macrostomida (например, у *Macrostomum appendiculatum*, — по: Seilern-Aspang, 1957) наблюдаются интересные индивидуальные вариации. После 2-го (поперечного) деления получаются две пары бластомеров, расположенные в форме тетраэдра (рис. 44). Дальше дробление может протекать как по дуэтному, так и по квартетному типу. В первом случае анимальная пара бластомеров ведет себя как 1-й дуэт микромеров, а вегетативная пара уподобляется макромерам и отделяет от себя еще два дуэта микромеров, причем 1-й дуэт и его производные оттесняются к анимальному полюсу. Во втором случае все 4 первых бластомера начинают отделять от себя квартеты микромеров, сохраняя свое положение на вегетативном полюсе. На стадии 16 бластомеров различаются 4 вегетативных макромера, из которых впоследствии развивается „желточная мантия“. Происхождение этой эмбриональной оболочки при дуэтном варианте дробления иное — она образуется из двух макромеров и микромеров 3-го дуэта. В яйцах с небольшим количеством желтка (которое сильно варьирует в зависимости от условий питания родительской особи) „желточная мантия“ вообще не образуется. Эти вариации в развитии *M. appendiculatum* свидетельствуют о том, что перспективное значение бластомеров еще не строго предопределено. А в общем изменчивое спиральное дробление этой Турбеллярии занимает как бы промежуточное место между дуэтным и квартетным типом. Иванов и Мамкаев (1973) подчеркивают, что нестabilizированный характер дробления Macrostomida является примитивным признаком, а формирование „желточной мантии“ — вторичной особенностью развития.

У зародышей Neorhoda возникают различные приспособления для утилизации питательных материалов, содержащихся в желточных клетках. Обычно часть бластомеров образуют эмбриональную оболочку, которая одевает зародыш, захватывая

при этом более или менее значительную часть желточных клеток. Вместе с некоторыми клетками предположительно энтодермального происхождения эта оболочка выполняет трофическую функцию. Процесс дробления при этом постепенно утрачивает правильность.

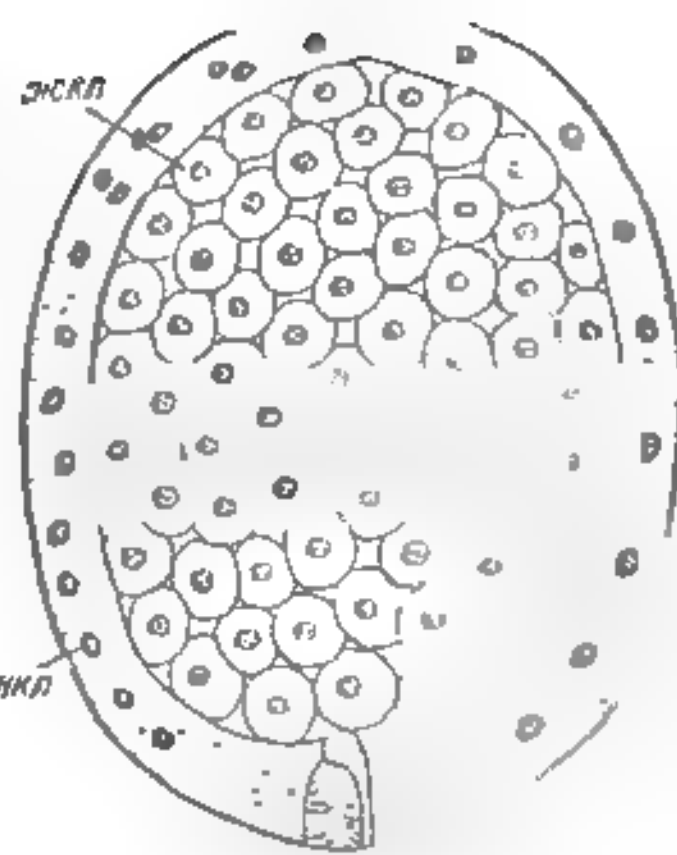
У представителей отряда Lecithoepitheliata количество желточных клеток невелико, и они располагаются вокруг яйца одним слоем, не оказывая на дробление сильного дезорганизующего влияния. Так, у *Xenoprorhynchus steinboeckii* (по: Reisinger et al., 1974) представлено довольно правильное квартетное дробление. Дегенерация энтодермальных клеток, сходной с таковой у Polycladida, здесь не происходит, бластомеры 4a–4c и 4A–4C становятся вителлофагами (они захватывают и фагоцитируют желточные клетки), бластомер 4D предположительно представляет дефинитивную энтодерму, а бластомер 4d — мезодерму. После эпиблической гаструляции внутри зародыша различаются 2 крупные клетки — первичные мезобласты (которые Рейзингер с соавторами считают потомками бластомера 4d, хотя достоверно проследить генеалогию бластомеров на этих стадиях им не удалось). От этих клеток происходят две короткие мезодермальные полоски, состоящие каждая из 3–4 клеток. Специализация дробления *Xenoprorhynchus* состоит в том, что за счет микромеров 2-го и 3-го квартетов формируется эмбриональная оболочка.

У другого представителя того же отряда — *Prorhynchus stagnalis* (по: Steinböck, Ausserhofer, 1950) имеются два варианта развития, из которых один (Vollkeimentwicklung) протекает как у Archiophora, а другой (Hohlkeimentwicklung) сопровождается обрастанием желточных клеток эмбриональными, причем само дробление тоже сильно варьирует, приближаясь то к спиральному, то к радиальному типу.

Среди Proseriata явные следы спирального дробления сохранились у *Monocelis fusca* (Giesa, 1956), *Minona trigonopora* (Reisinger et al., 1974) и *Otomesostoma auditivum* (Reisinger et al., 1976). При этом у *Minona* образуются 3 квартета микромеров, из которых 2-й и 3-й идут на образование эмбриональной оболочки.

У некоторых других Proseriata (например, у *Bothrioplana semperi*, — по: Reisinger et al., 1976), а также у Tricladida и Prolecithophora (*Hydrolimax grisea*, — по: Newton, 1970) дробление приобрело анархический характер. У Tricladida, в частности, количество желточных клеток очень велико, они частично разрушаются и образуют так называемый желточный синцитий, а бластомеры утрачивают связи друг с другом, разползаются в разные стороны и перемешиваются с желточными клетками (рис. 45). Беспорядочное дробление Tricladida Илтейнбек (Steinböck, 1958a, 1958b) объясняет отсутствием тесной яйцевой оболочки и использует этот пример для подкрепления своей гипотезы „смирительной рубашки“. Однако в данном случае главной причиной дезорганизации дробления является, по-видимому, необходимость в использовании всей поверхности бластомеров для контакта с окружающей их питательной средой. Позднее бластомеры снова „организуются“ и образуют своеобразную „несвободную“ личинку, которая заглатывает желточные клетки. Эктодерма, кишка и глотка этой личинки являются провизорными органами, позднее они дегенерируют, а дефинитивное тело червя формируется из недифференцированных клеток, рассеянных между кожным эпителием и кишкой личинки (Fulinski, 1915; Seilern-Aspang, 1958; Le Moigne, 1963, и др.). Рейзингер с соавторами высказали предположение, что у Tricladida, несмотря на беспорядочный характер дробления, бластомеры детерминированы. В пользу этого свидетельствует тот факт, что провизорная кишка личинки состоит из четырех клеток, а различные типы клеточных элементов, входящих в состав провизорной глотки, тоже представлены в количестве, кратном 4 (Le Moigne, 1963). Это обстоятельство можно трактовать и как следы квартетного дробления.

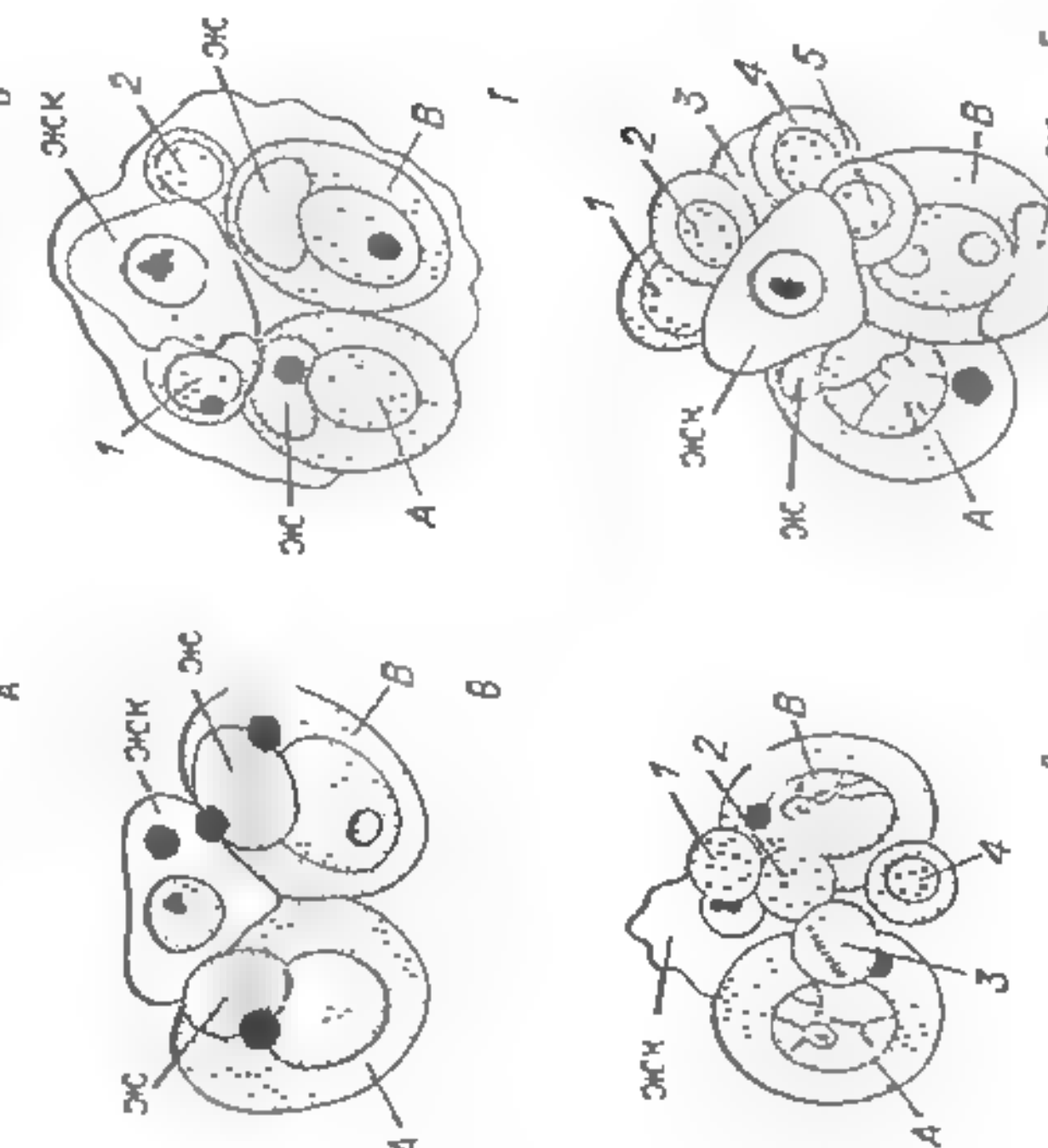
С другой стороны, у *Paravortex* (отр. Neorhabdocoela) на ранних стадиях дробления ясно различаются два макромера и неправильная кучка микромеров. Впоследствии микромеры дают эктодерму и мезодерму, один из макромеров — желточную энто-



А — начало пробования, Б — образование провизорной эктодермы, В — разрез через провизорную глотку, Г — „желточная личинка“, Д — план строения позднего зародыша. бм — бластомеры, в — внутренний желточный синцитий, бг — бластема дефинитивной глотки, жкл — ядро желточной клетки, зк — бластема заднего конца, м — бластема мозга, нкл — недифференцированные клетки, нс — наружный желточный синцитий, пг — провизорная глотка, пэк — провизорная эктодерма, пэн — провизорная энтодерма.

У другой прямокишечной турбеллярии — *Mesostoma ehrenbergi* описано однолучевое спиральное дробление, при котором различается один макромер, отделяющийся от себя последовательно 3 микромера (Bresslau, 1904), но при этом на стадии 4 blastomeres они располагаются двумя перекрещивающимися дугами, т. е. в форме тетраэдра. Однолучевое спиральное дробление наблюдается также у *Neorhabdocoela* из подотряда Calyptorhynchia (L'Hardy, 1976). Поскольку у Archioophora этот тип дробления не встречается, сомневаться в его вторичном происхождении не приходится.

Следы дуэтного спирального дробления наблюдаются у Моногенетического сосальщика *Gyrodactylus* (Kathariner, 1904) и Ленточных червей из отряда Cyclophylidae. У *Taenia serrata* (по: Janicki, 1907) имеется только одна желточная клетка, которая еще до начала дробления передает питательные вещества яйцу. Получившиеся



А — яйцо; Б — первое деление яйца; В—Ж — стадии 2, 4, 6, 7 и 13 blastomeres; З — зародыш с наружной и внутренней клеточной оболочками; ■ — начало хитинизации внутренней оболочки. Микромеры, из которых образуется наружная оболочка, обозначены буквами А, Б и С. Микромеры обозначены цифрами. 60 — внутренняя оболочка, ж — желточный комок, жх — желточные клатки, но — наружная оболочка, рг1 и рг2 — редуцированные тельца, а — ядро ланге.

после 1-го деления две клетки ведут себя как макромеры (рис. 46). От одного из них отделяются 3 микромера, а от другого 2, после чего один из макромеров делится равномерно и получаются 3 крупные клетки, содержащие остатки желтка, из которых развивается эмбриональная оболочка. Никакой правильности в расположении blastomeres при этом не наблюдается. Вообще дробление Циклофиллид сильно варьирует (см.: Rybicka, 1966). По Дугласу (Douglas, 1963), следы дуэтного дробления наблюдаются и в других отрядах Ленточных червей.

Дробление Trematoda имеет беспорядочный характер, причем уже при 1-м делении образуются две неравноценные клетки (прогаторная и соматическая), которые отличаются по темпам деления. Малахов (1976а) отнес дробление Trematod к кольцевому типу, но с таким же успехом его можно назвать (по аналогии с гетероквадрантным дроблением) гетеродуантным.

В общем, у Плоских червей четвертное, дуэтное и кольцевое дробления встречаются бок о бок, иногда даже как внутривидовые вариации. Однако только четвертное дробление получило широкое распространение и эволюционировало далее в разных направлениях. Несомненно, более примитивным следует считать такое дробление, при котором blastomeres еще слабо детерминированы как зачатки определенных органов и долго сохраняется радиальная симметрия, т. е. гомоквадрантное. Гомоквадрантное дробление представлено у Турбеллярий, Немертин, Бороздчатобрюхих (Solenogastres), Хитонов и большинства Gastropoda среди Моллюсков, у Echiurida и некоторых сравнительно немногочисленных Полихет (*Polygordius*, *Podarke*, *Eupomatius*, *Lepidonotus* и др., — Mead, 1897; Treadwell, 1901; Woltereck, 1904; Shearer, 1911), а также у некоторых Ракообразных. Следует, однако, подчеркнуть, что внешне гомоквадрантное дробление может быть гетероквадрантным по существу, т. е. один из квадрантов может быть носителем важных зачатков, но не отличаться от остальных по размерам, что и наблюдается у названных Полихет, Эхиурид и Моллюсков. По-видимому, по-настоящему гомоквадрантное дробление встречается у Bilateria очень редко; возможно, оно присуще Немертинам, у которых в дроблении проявляются и другие примитивные черты. Так, у *Lineus*, *Micrura* и *Cerebratulus* (по: Barrois, 1877; Wilson B. C., 1900; Wilson E. B., 1903) спиральное смещение blastomeres происходит уже после завершения деления, различия между микро- и макромерами выражены неясно (часто даже микромеры 1-го квартета бывают крупнее макромеров), а количество образующихся квартетов микромеров варьирует от 6 (у *Cerebratulus*) до 3 (у *Tubulanus*, — Давыдов, 1928а). Строгая радиальная симметрия зародыша сохраняется до гаструляции, когда начинается интенсивный рост в области заднеспинного меридиана (Wala, 1960), но строго очерченной области эктодермы, которую можно было бы сравнить с соматической пластинкой, нет. Мезодерма чаще всего образуется из радиально-симметричного зачатка, причем некоторые авторы трактуют ее как эктомезодерму (Hammarsten, 1918; Smith, 1935), а другие — как энтомезодерму (Лебединский, 1898). Делсман (Delsman, 1915), которому удалось проследить дробление *Emplectonema gracilis* до стадии 256 blastomeres, не смог обнаружить у нее соматического зачатка. С другой стороны, развитие мезодермы из билатерально-симметричного зачатка описано у *Cerebratulus*, хотя оба мезобласта, по-видимому, не являются потомками одной клетки, которую можно было бы гомологизировать соматобласту 4d (Wilson, 1903) у *Prosorochmus*, но происхождение этих клеток не прослежено (Salensky, 1914) у *Lineus desori* (Nussbaum, Oхner, 1913; но эти данные не были подтверждены более поздними наблюдениями Шмидта, 1962) и у *Tubulanus* (Давыдов, 1928а). Если все эти данные соответствуют действительности, то билатеральная закладка мезодермы у Немертин только еще вырабатывается.

Из-за слабых различий во внешнем виде blastomeres изучение их генеалогии сильно затруднено. Поэтому, чтобы уточнить перспективное значение blastomeres у *Cerebratulus lacteus*, пришлось прибегнуть к их прижизненному окрашиванию.

Таким методом Херстадиус (Horstadius, 1937) установил, что плоскость 1-го деления может находиться в любых отношениях с сагиттальной плоскостью и даже совпадать с ней (что для спирального дробления не типично) и что все эктодермальные части личинки образуются за счет 1-го и 2-го квартетов микромеров, а микромеры 2A–2D уже представляют собой энтодерму (что является вторым существенным отклонением от „типичного“ спирального дробления). В то же время дробление Немертин уже имеет детерминированный характер, так как, по данным того же автора, изоляция одного blastomere на 4-клеточной стадии и отделение 1-го квартета микромеров от макромеров всегда приводит к неправильному развитию.

Гетероквадрантное спиральное дробление представлено у Sipunculida, некоторых Gastropoda, многих Bivalvia, у Scaphopoda, большинства Полихет, у Олигохет и Пиявок, некоторых Ракообразных и Погонифор. При этом гетероквадрантность проявляется в разных группах по-разному. Особенно широко распространено уже описанное выше спиральное 4d-дробление. Многие авторы (Remane, 1950, 1958; Ax, 1961, 1963, 1984; Siewing, 1979, и др.) полагают, что эта форма дробления уже была свойственна общим предкам Плоских червей, Кольчатых червей, Моллюсков и других Spiralia, и придают ему большое филогенетическое значение. Однако никаких соображений о том, как могло возникнуть спиральное 4d-дробление с его детерминированностью, эти авторы не высказывают. Защищая свои взгляды, Зининг сильно преувеличивает сходство в перспективном значении одноименных blastomeres в разных группах Spiralia. Но мы уже видели, что дробление Немертин еще не совсем „типичное“. Дробление Поликладид тоже еще не имеет всех особенностей „типичного“ спирального: трохобласты не выражены, blastomere 2d ничем не отличается от других микромеров 2-го квартета и не заслуживает названия соматобласта, так как соматическая пластинка не образуется, и хотя от blastomere 4d происходят два мезобласта, их деление не приводит к формированию настоящих телобластических полосок.

В разных группах Spiralia наблюдаются также значительные вариации, касающиеся blastomeres, от которых развиваются апикальный орган, нервный ганглий, эктомезодерма (см.: Иванова-Казас, 1981б), но на этом не стоит задерживаться. Существенно лишь то, что примитивные черты в дроблении Немертин и Поликладид свидетельствуют о постепенной выработке характерных особенностей 4d-дробления еще у низших червей (Scolecida). Кроме того, забегаю несколько вперед, надо сказать, что у некоторых Ракообразных наблюдаются такие формы спирального дробления, которые невозможно вывести из 4d-дробления современных Кольчатых червей. Из этого следует, что у тех древних Кольчатых червей, которые дали начало Членистоногим, дробление было гомоквадрантным, т. е. менее специализированным. Это порождает новый вопрос — не могло ли спиральное 4d-дробление возникнуть в разных группах Spiralia независимо путем параллельной эволюции? Если мы сумеем доказать, что выработка этого типа дробления была обусловлена обстоятельствами, сходными в разных группах, и потому оказалась исторически необходимой, мы сможем ответить на этот вопрос утвердительно.

Нетрудно понять, почему характерные личиночные органы в разных группах Spiralia развиваются из близких по своему происхождению blastomeres. Ничего нет удивительного в том, что апикальный орган трохофоры всегда развивается из клеток, занимающих в бластуле самое анимальное положение (из 1a¹¹²–1d¹¹² у Немертины *Emplectonema*, из 1a¹¹²–1d¹¹² у Полихет, из 1a¹²–1d¹² у Моллюсков), а трохофор — из клеток, расположенных в экваториальной области (т. е. из 1a²–1d², к которым присоединяются некоторые клетки, происходящие от микромеров 2-го квартета). Гораздо труднее объяснить, почему в разных группах Spiralia могли независимо возникнуть соматобласты 2d и 4d. Ответ на этот вопрос связан с некоторыми морфологическими особенностями Bilateria. При гомоквадрантном дроблении зародыш сохраняет радиальную симметрию даже на стадии гаструлы, и переход

к биватеральной симметрии осуществляется путем усиленного роста эктодермы по заднеспинному меридиану, что приводит к искривлению анимально-вегетативной оси и смещению бластопора (будущего ротового отверстия) на брюшную сторону и вперед (Иванова-Казас, 1974а). Эта разрастающаяся часть эктодермы дает кожные покровы спинной стороны и послеротовой части брюшной стороны тела. Такая неравномерность роста усиливает формообразовательное значение одного из квадрантов (D), т. е. приводит к гетероквадрантности. Выработка детерминированного дробления и тенденции к все более раннему проявлению билатеральной симметрии приводит к тому, что интенсивная пролиферация сосредоточивается в немногих клетках, происходящих от бластомера 2d, который приобретает значение соматобласта. Однако бластомер 2d не сразу стал играть такую исключительную роль в развитии. У Хитона *Ischnochiton* в разрастании заднеспинной эктодермы участвуют клетки 2d, 3c и 3d (Heath, 1898), у Эхиуриды *Urechis* в состав соматической пластинки помимо 2d входит также бластомер 1d¹²¹² (Newby, 1940).

Для формирования значительного послеротового отдела тела требуются и дополнительные источники мезодермы. Можно предположить, что первоначально вся мезодерма развивалась из радиально симметричного зачатка, как это происходит у некоторых Немертин. Затем к ней присоединился один из бывших эктодермальных бластомеров, лежащий в области того же заднеспинного меридиана, — 4d, за счет которого стала развиваться большая часть мезодермы. Из того, что у *Polycladida* уже имеется соматобласт 4d, но еще нет эктодермального соматобласта 2d, можно заключить, что исторически мезодермальный соматобласт обособился первым. Лишь после того, как это произошло, с полной неизбежностью определилось, что только 2d может стать эктодермальным соматобластом, так как только этот микромер, обособляющийся от макромера D леотропным делением, лежит в той же плоскости, что и 4d.

Важная роль в развитии соматобластов проявляется сначала только в усиленной пролиферации. Затем в яйце образуется участок особой цитоплазмы, который в процессе ооплазматической сегрегации попадает сначала в CD и D, а потом распределяется между соматобластами 2d и 4d, которые из-за этого становятся более крупными, и гетероквадрантность дробления из скрытой становится явной.

На этом эволюция спирального 4d-дробления не кончилась. В подтипе *Clitellata* (т. е. у Олигохет и Пиявок) произошли значительные изменения в стратегии размножения. У этих животных стадия трохоформ отсутствует, развитие протекает внутри заполненных жидкостью коконов, из которых выходят вполне сформированные ювенильные червячки. У низших представителей обоих классов (у водных Олигохет *Limicola* и Хоботных пиявок из сем. *Glossiphoniidae*) жидкость кокона водянистая и не имеет питательного значения, почему в яйцах содержится много желтка (такие условия развития уже были, по-видимому, у общих предков *Clitellata*). Все это отразилось на характере дробления: те бластомеры, из которых у Полихет развиваются личиночные органы (султанчик, прототрох), утратили свое значение, зато резко возросло значение соматобластов, за счет которых формируется definitivo тело червя. Правильность спирального дробления нарушается, и все резче проявляется билатеральная симметрия.

У *Clitellata* в результате деления соматобласта 2d образуются 3 или 4 пары клеток, которые соответствуют соматической пластинке Полихет. Эти клетки делятся телобластическим путем и отделяют вперед от себя ряды более мелких клеток (рис. 47). Эктодермальные телобласты, занимающие самое латеральное положение, обозначаются буквой N, а остальные (по направлению к медианной линии) буквами O, P и Q, отделяющиеся от них мелкие клетки обозначаются соответствующими маленькими буквами (n^I, n^{II}, n^{III} ..., o^I, o^{II}, o^{III} ... и т. д. — Fernández, 1980; Fernández, Stent, 1982).

Порядок образования эктотелобластов довольно сложен. Так, у Пиявки *Theo*

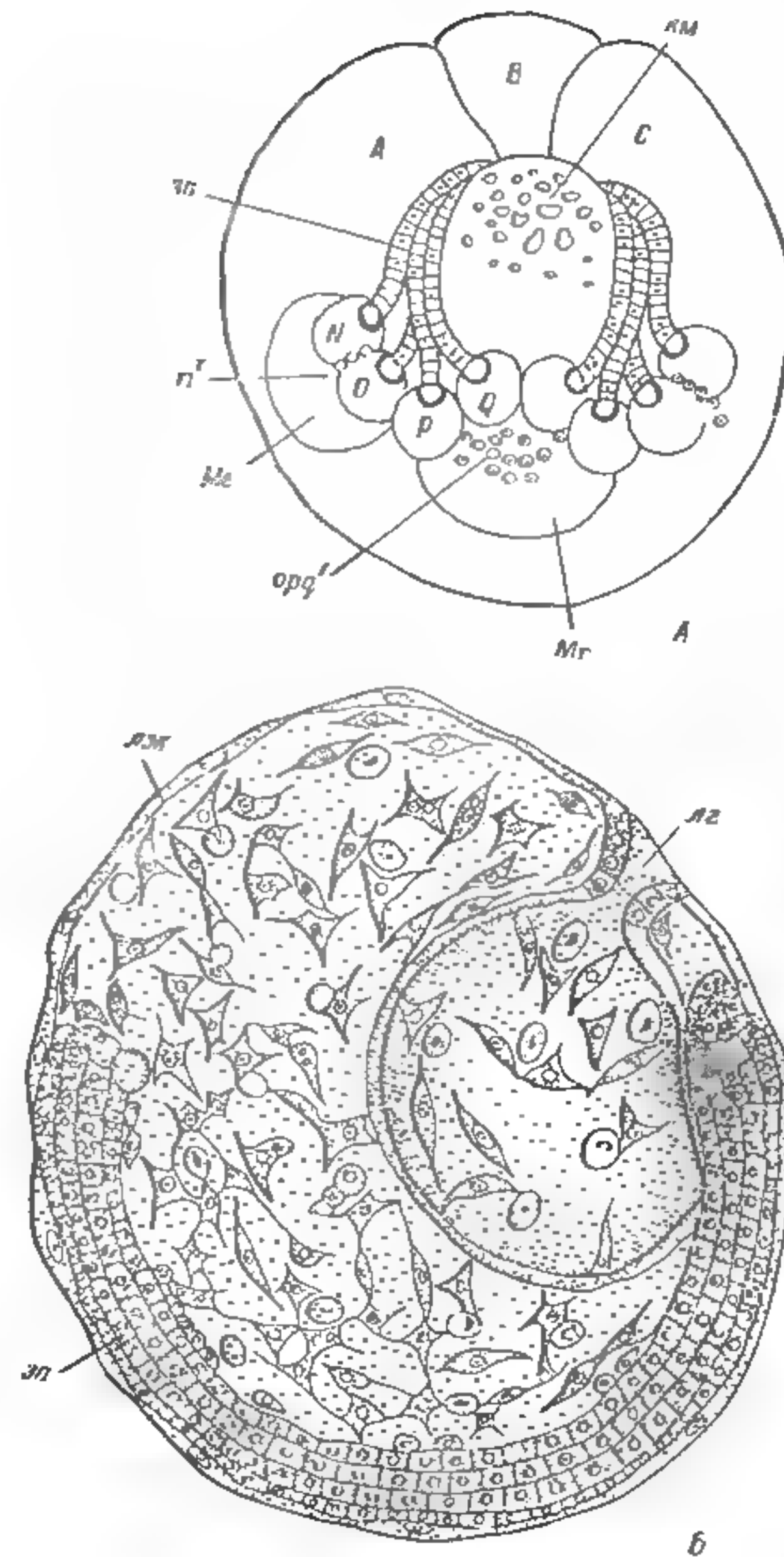


Рис. 47. Зародыши Пиявок.

A — *Theromyzon rude*, вид с анимального полюса (по: Fernández, Stent, 1980); B — *Piscicola geometra* (по: Шмидт, 1941). A, B, C — макромеры; Ml и Mr — левый и правый мезодермальные телобласты; N, O, P и Q — эктотелобласты левой стороны; n^I, (o, p, q)^I — мелкие клетки, отделившиеся от N и прототелобласта OPQ; лз — зародышевая полоска, км — анимальный колпачок микромеров; лг — личиночная глотка; лэк — личиночная эктодерма; эл — эктодермальные полоски.

Myzozon tessellatum, по данным Зандига и Доле (Sandig, Dohle, 1988), в клеточной линии, происходящей от соматобласта $2d$, происходят 3 неравномерных деления, в результате которых получается крупная клетка $2d^{222}$, которая делится в сагиттальной плоскости на левый и правый протелобласты, обозначаемые как Pl и Pr . В дальнейшем оба протелобласта делятся совершенно одинаково, а получающиеся при этом клетки располагаются зеркально симметрично (рис. 47), так что достаточно проследить деление потомков одного протелобласта. Сначала от каждого протелобласта отделяются одна за другой 2 маленькие клетки l^I и l^{II} , после чего он делится на латеральную клетку N и более крупную клетку OPQ . От клетки N начинается телобластическое отделение ряда мелких клеток n^I , n^{II} , n^{III} и т. д., а OPQ делится на OP и Q , которые тоже начинают продуцировать телобластические полоски. Только после отделения нескольких мелких клеток протелобласт OP разделяется на телобласт O и P .

У Олигохеты *Tubifex rivulorum* протелобласты образуются в результате деления бластомера $2d^{111}$, а их расщепление на 4 пары телобластов происходит по такой же схеме, как у *Theromyzon* и тоже сопровождается отделением мелких клеток, которые не образуют правильных рядов и входят в состав передних концов эктодермальных полосок (Penners, 1922).

Под эктодермальными полосками у *Clitellata* лежат мезодермальные, происходящие от телобластов MI и Mr . Последние у *Helobdella triserialis* получают путем равномерного деления бластомера $2D$ (Weisblat et al., 1978), а у *Theromyzon rude* роль 2-го соматобласта играет бластомер $3D$ (Fernández, 1980). У Дождевого червя *Eisenia foetida* каждый мезобласт сначала отделяет от себя один энтеробласт, присоединяющийся к эктодерме, а затем три клетки, которые не имеют правильного линейного расположения; их потомки входят в состав простомиума. Только после этого начинается образование правильных мезодермальных полосок, каждая клетка которых (сомитобласт) после ряда делений дает начало одному целомическому мешку (Devigès, 1973a, 1973b).

Отделившиеся от телобластов и вошедшие в состав зародышевых полосок клетки получили название стволовых, или бластов (stem cells, blasts). У Хоботных пиявок эктотелобласты N и Q делятся вдвое быстрее, чем O и P , поэтому на каждую клетку O и P приходится по две клетки n и q . В результате деления каждой стволовой клетки образуется клеточный клон. Шанкланд (Shankland, 1991) характеризует зародышевую полоску как мозаику периодически расположенных клеточных клонов, происшедших (в каждом полусегменте) от шести эктодермальных и одной мезодермальной стволовой клетки. Но эти комплексы клонов не строго соответствуют границам сегментов, так как клетки из смежных комплексов частично перемешиваются (вопросы, связанные с формированием сегментов у Пиявок, подробно рассматриваются в обзорной статье: Shankland, 1991).

Из эктотелобластов чисто эктодермальными являются только правая и левая клетки Nl и Nr , от которых происходит эпидермис и брюшная нервная цепочка. Последнее было уже известно Пеннерсу (Penners, 1922, 1924), а затем доказано на примере *Helobdella triserialis* путем внутриклеточной инъекции пероксидазы хрена, присутствие которой в потомках этих клеток обнаруживается с помощью специальных окрасок (Weisblat et al., 1978). В построении ганглиев брюшной цепочки участвуют также потомки клеток O , P и Q , причем расположение нейронов разного происхождения O , P и Q (по отношению к эктодерме) постоянно (Weisblat et al., 1980). К числу производных нефридии. Таким образом, названия „эктодермальные телобласты“ и „эктодермальные полоски“ не вполне корректны.

У *Helobdella triserialis* только первые 32 комплекта клонов эктодермальных и мезодермальных полосок идут на построение сегментов тела, а клетки, отделившиеся

от телобластов позднее, погибают (Shankland, 1984). Поскольку каждый полусегмент формируется за счет шести эктодермальных и одной мезодермальной клетки, можно заключить, что начальные стадии органогенеза имеют такой же детерминированный характер, как и дробление. В то же время установлено, что между эктодермальными и мезодермальными компонентами каждого полусегмента существуют морфогенетические взаимодействия. При умерщвлении одной из мезодермальных клеток у раннего зародыша *Helobdella* в одной половине соответствующего сегмента нарушается организация эктодермы; сходным образом для нормального развития мезодермальных структур необходимо присутствие эктодермы (Blair, 1982). Получившиеся в результате таких опытов дефекты отчасти компенсируются миграцией клеток с противоположной стороны сегмента, но настоящей регуляции развития не происходит (Blair, Weisblat, 1982). Для развития сегментарных ганглиев из нейробластов *Theromyzon rude* тоже нужны влияния, исходящие от мезодермальных полосок (Torgence et al., 1989). Таким образом, уже детерминированные зачатки различных органов могут реализовать свое предназначение, только взаимодействуя друг с другом.

Считается, что у *Clitellata* за счет эктодермальных полосок развивается не только брюшная цепочка, но и надглоточный ганглий (Wilson, 1889; Tappin-Cuthbert, 1915; Светлов, 1928). Это существенно отличает развитие Олигохет и Пиявок от такового Полихет, у которых надглоточный ганглий происходит от эктодермы верхнего полушария трохофоры, т. е. от 1-го квартета микромеров. Предполагается, что этот меторизис (изменение эмбрионального материала, из которого развивается орган) является следствием выпадения из развития стадии трохофоры. Однако Вейсблат с соавт. (Weisblat et al., 1980) обнаружили, что после введения пероксидазы хрена в макромер A , B или C в надглоточном ганглии *Helobdella* появляется специфическая окраска. Из этого можно заключить, что у Хоботных пиявок в развитии этого ганглия участвуют, как у Полихет, клетки, не относящиеся к эктодермальным полоскам, предположительно микромеры 1-го квартета. В отношении более специализированных Челюстных пиявок и Дождевых червей старое представление, по-видимому, сохраняет свое значение, так как у них 1-й квартал микромеров входит в состав провизорной эктодермы.

Иной тип развития выработался у пресноводных Олигохет из сем. Naididae. У *Chaetogaster diaphanus* (по: Светлов, 1926) черты спирального дробления почти полностью утрачены. При переходе к 8-клеточной стадии дексиотропное направление имеет только деление бластомера D . На стадии 8 бластомеров Светлов различает „формативную часть“, представленную клеткой $1D$, за счет которой развивается все тело червя, и „парабласт“ — остальные 7 клеток, идущие на построение эмбриональной оболочки. Число клеток оболочки увеличивается потом до 120–150, к концу эмбрионального развития оболочка исчезает — предполагается, что она используется для питания зародыша. В результате деления бластомера $1D$ образуется морулообразная масса однородных клеток, в которой затем путем депамниции обособляется поверхностный слой эктодермы, центральная масса энтодермы, а на брюшной стороне — два ряда мезодермальных клеток. Последние обособляются сразу по всей длине зародыша. Позднее в задней части зародыша появляется зона роста, но мезодермальные и эктодермальные телобласты в ней отсутствуют. Светлов отмечает, что дробление *Chaetogaster* приближается к анархическому типу, клеточная детерминация сводится к разделению бластомеров на „формативную часть“ и „парабласт“. О том, какими причинами вызвана такая „деградация“ спирального дробления у Naididae, сказать что-либо определенное трудно.

У наземных Олигохет (*Terricola*) и более специализированных Челюстных пиявок жидкость кокона стала питательной, количество яиц в яйцах резко уменьшилось, а зародыш приобрел характер активно всасывающей жидкости кокона „несвободный личинки“, у которой развились провизорная глотка и некоторые другие провизорные



органы. Поэтому в дроблении произошли еще более значительные изменения. Так, у Земляного червя *Bimastus* (по: Светлов, 1928) бластомеры *A* и *B* выполняют функцию осморегуляции; *A* больше не делится, а *B* делится на клетки *B*¹ и *B*^{II}, так что у переднего конца зародыша оказываются три крупные клетки, которые в конце амбрионального развития дегенерируют. Макромеры *C* и *D* отделяют от себя по 3 микромера. От микромеров *1c*, *1d* и *2c* происходит провизорная эктодерма, которая позднее исчезает, за счет *2d* образуются 4 пары эктодермальных телобластов, которые дают всю дефинитивную эктодерму, микромер *3d* играет роль мезодермального соматобласта, а энтодерма представлена клетками *3c*, *3c* и *3D* (рис. 48). Правильность дробления.

Интересно, что в развитии более специализированных Олигохет и Пиявок наблюдается много общего, хотя их эволюция протекала независимо.



Итак, основное направление эволюции спирального дробления у Червей и Моллюсков состоит в следующем. Сначала из псевдоспирального развилось гомоквадратное спиральное дробление, затем на эту основу стали накладываться проморфологические особенности низших Bilateria — возникли соматобласты 2d и 4d. После возникновения трохофорных личинок стали обособляться группы клеток, представляющие зачатки различных ресничных органов, — трохобласты и розетка. Так возникло „типичное” спиральное дробление. У Clitellata после утраты ими трохофорной личинки и под влиянием усиливающейся билатеральной симметрии спиральное дробление стало терять свои характерные особенности.

126

Поскольку Членистоногие произошли от Кольчатых червей, нет ничего удивительного в том, что у некоторых Ракообразных из разных отрядов (даже у Креветки *Penaeus trisulcatus*, — по: Zilch, 1979) еще сохранились следы спирального дробления. Тетраздрическое расположение blastomeres на 4-клеточной стадии наблюдается у *Artemia* (отр. Anostraca), *Polyphemus* (отр. Cladocera), *Cyclops* (Copepoda), *Lepas* (Cirripedia) и др. „Спиральное“ расположение blastomeres на 8-клеточной стадии тоже не является редкостью, но позднее дробление приобретает своеобразные черты.

При переходном дроблении *Holopedium* (по: Baldass, 1937; Anderson, 1969) на стадии 8 ядер различаются границы четырех вегетативных макромеров и четырех аниальных микромеров, но микромеры несколько крупнее макромеров, так что эти обозначения им даны по аналогии с более типичным спиральным дроблением (рис. 50, А). Аниальные клетки имеют чисто эктодермальную природу, при 4-м и 5-м делении здесь дробление сохраняет спиральный характер. Но у *Polyphemus* и 5-м делении здесь дробление сохраняет спиральный характер. Но у *Polyphemus* (по: Kühn, 1913) в аниальном полушарии наблюдается радиальное расположение blastomeres (рис. 50, Б). В вегетативном полушарии у обоих видов дробление протекает сходно и больше похоже на радиальное и билатеральное: макромеры 1А, 1В и 1С делятся в меридиональном направлении, а 1D — в широтном на небольшую полярную клетку 2D (половой зачаток) и более крупную энтодермальную клетку 2d (рис. 50, В). Затем все клетки вегетативного полушария, кроме 2D, делятся в широтном направлении, так что получается стадия 31 blastomeres (рис. 50, Г), а при следующем 6-м делении клетки, непосредственно окружающие половой зачаток, снова делятся в широтном направлении на вегетативную мезодермальную клетку и лежащую дальше от полюса эктодермальную клетку. Соответственно на стадии 62 blastomeres в центре вегетативного полушария лежат две клетки полового зачатка, впереди от них — четыре энтодермальные клетки, а сзади и с боков — дугообразная группа из шести мезодермальных клеток; все остальные 50 клеток blastomeres представляют эктодерму (рис. 50, Д).

В общем можно сказать, что у Cladocera наблюдается гетероквадрантное дробление, которое, одивко, сильно отличается от такового Кольчатых червей тем, что квадрант D не содержит мезодермы, но заключает в себе всю энтодерму, которой нет в других квадрантах. Кроме того, за счет эктодермы этого квадранта у *Polyphemus* развиваются кожные покровы не заднеспинной части зародыша, как у Кольчатых червей, а переднебрюшной (Kühnemann, 1929).

В тех случаях, когда яйца приближаются к телопециальному типу, дробление становится неравномерным. Так, дробление яйца у *Saccalina sorcili* (Cirripedia) напоминает гомоквадрантное спиральное, причем различаются четыре макромера, от которых отделяются три квартета микромеров (рис. 51, А-В), но спирального смещения blastomeres не происходит (Bockuet-Védrine, 1964), т. е. дробление приближается к радиальному типу. То же наблюдается у *Gammarus* (Amphipoda; Переяславцева, Российская, 1889).

У многих Усоногих раков дробление яиц имеет резко выраженный гетероквадрантный характер. Так, у *Lepas* яйца имеют удлиненную форму, на одном конце лежит редукционнотельце, а в другом сосредоточен желток. Митотическое веретено 1-го деления сначала лежит поперек яйца, но потом поворачивается и занимает продольное положение. По-видимому, одновременно поворачивается и цитоплазма, так как редукционнотельце лежит после этого сбоку, частично смещается и желток (рис. 51, Г, Д). Соответственно 1-е, а также и 2-е деление могут считаться меридиональными, редукционнотельце оказывается на месте перекреста борозд дробления. Затем blastomeres перестраиваются в тетрадр (рис. 51, Е). Один из четырех blastomeres содержит весь желток и заметно крупнее остальных, почему его в соответствии с правилами спирального дробления можно обозначить как D. При 3-м делении все blastomeres делятся в экваториальной плоскости — А, В и С равномерно, а D —

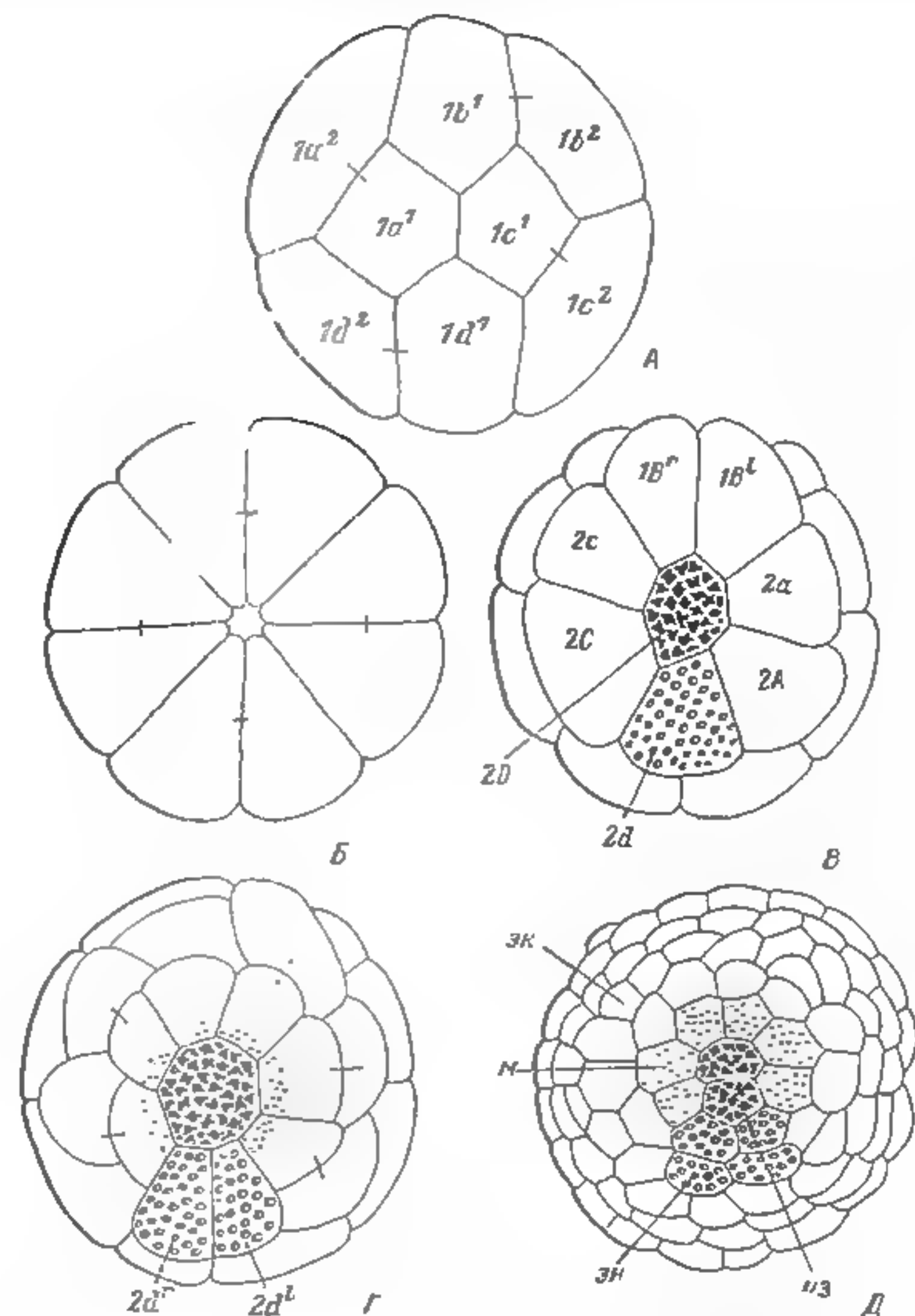


Рис. 50. Дробление Ветвистоусых раков (по: Kühn, 1913; Anderson, 1973).

А — *Holopedium*, стадия 16 blastomeres с аниального полюса; Б—Д — *Polyphemus*: Б и В — стадия 16 blastomeres с аниального и вегетативного полюса, Г и Д — стадии 31 и 62 blastomeres с вегетативного полюса. м — мезодерма, лз — половой зачаток, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

неравномерно. На стадии 8 blastomeres только D выделяется более крупными размерами (рис. 51, Ж). 4-е деление можно считать меридиональным (рис. 51, З, И). Сходно протекает дробление яиц и у некоторых других Усоногих раков (*Tetralita*, *Chthamalus*, *Chamaesipho*, — Anderson, 1969, 1973). Байджеу (Bigelow, 1902) полагал, что у *Lepas* имеется только 1 макромер, от которого поодиночке отделяются микромеры. Такую трактовку дробления поддержали Костелло и Хенли (Costello, Henley, 1976) и обозначили этот тип дробления как монетный. Однако более справедливым представляется точка зрения Делсмана (Delsman, 1917), Вагния (1949) и Андерсона (Anderson, 1969), согласно которой дробление яиц этих Усоногих раков относится к несколько модифицированному, резко гетероквадрантному спиральному типу.

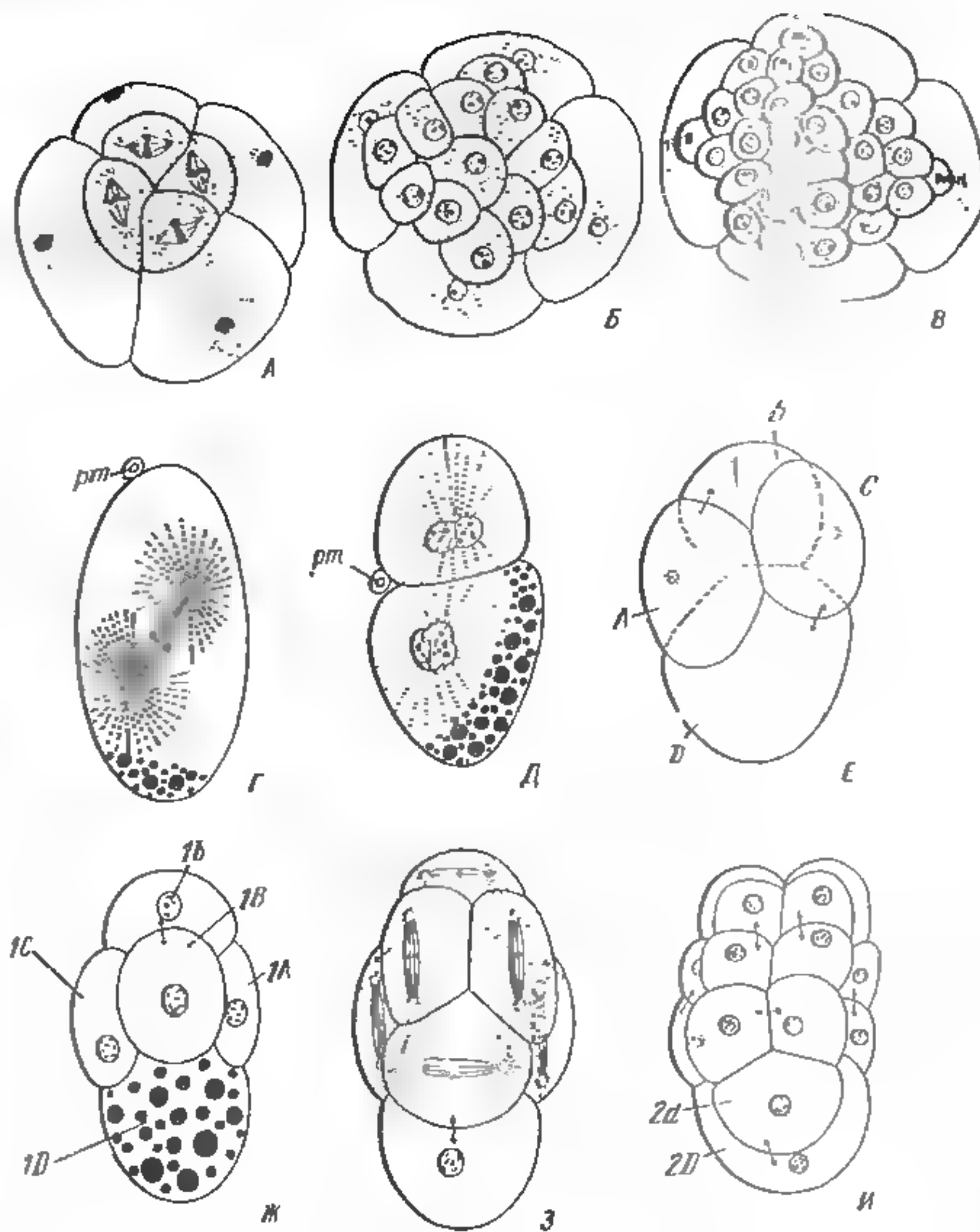


Рис. 51. Дробление Усоногих раков.

А, Б и В — стадии 8, 16 и 32 бластомеров у *Sacculina carcini* (по: Bocquet-Védric, 1964) и *Lepas* (по: Bigelow, 1902); Г — 1-е деление яйца; Д, Е, Ж — стадии 2, 4 и 8 бластомеров; З — 4-е деление (вид с анимального полюса); И — стадия 16 бластомеров. рт — редукционное тело.

У всех Cirripedia с гетероквадрантным дроблением вся энтодерма заключена в квадранте D. Относительно происхождения мезодермы мнения авторов сильно расходятся. По данным Байджелю (Bigelow, 1902) и Делсмана (Delsman, 1917), у *Lepas* и *Poropus* основной зачаток мезодермы представлен микромером 2d, но к нему присоединяются клетки, происходящие от других микромеров 2-го каартета. Вопреки этому, Андерсон категорически утверждает, что мезодерма происходит у Усоногих раков только от квадрантов А, В и С. Как бы то ни было, гетероквадрантное дробление яиц Усоногих раков по генеалогии бластомеров резко отличается от такового Кольчатых червей и не может быть отнесено к 4d-типу.

У некоторых паразитических Соропод яйца очень богаты желтком; они вынашиваются в трубчатых яйцевых мешках, располагаясь в них в один ряд. Из-за взаимного давления яйца принимают уплощенную дисковидную форму. По наблюдениям Мак-Клендона (McClendon, 1907) над *Pandarus* и *Laemargus*, редукционное тело выделяется на плоской стороне яйца, из чего следует, что яйца сплюснуты по первичной оси; эта ось является также дорсовентральной осью зародыша. В одном месте по краю диска (на будущем переднем конце зародыша *Lernaea*, по описанию Педашенко, 1898) имеется скопление цитоплазмы с ядром. Первое деление яйца резко неравномерно, так что получается один крупный, богатый желтком макромер и маленький микромер. Дальше от макромера отщепляются новые микромеры, а старые микромеры делятся равномерно. При 5-м делении от макромера отделяется последний микромер — половой зачаток, после чего сам он представляет собой зачаток энтодермы. В результате дробления у переднего края яйца образуется колпачок мелких клеток, который постепенно распространяется по поверхности макромера к будущему заднему концу — процесс эпоблической гаструляции. Мезодермальные элементы происходят от краевых клеток этого колпачка.

В общем, дробление яиц этих Копепод очень напоминает дробление яиц Усоногих раков; формально его можно назвать монетным, но правильнее считать его гетероквадрантным. Кроме того, оно похоже и на дискоидальное дробление. Интересно, что у этих рачков из-за вторично измененной формы яйца произошло расхождение между первичной осью полярности яйца, которая соответствует дорсовентральной оси зародыша, и анимально-вегетативной осью, которая совпадает с переднезадней

Как можно видеть, полное дробление Ракообразных имеет ряд своеобразных особенностей, и выведение его из дробления Кольчатых червей сопряжено с известными трудностями. Эволюционные отношения между типами дробления в этих двух группах животных разные авторы понимают по-разному.

Зивинг (Siewing, 1969) относит дробление Ракообразных к радиальному типу и считает сходство гетероквадрантного дробления Cirripedia со спиральным поперечным; по его мнению, у Ракообразных в связи с переходом от телолецитального типа яиц к изолецитальному произошел возврат от спирального дробления к более примитивному радиальному. Однако между телолецитальным типом яиц и спиральным типом дробления жесткой корреляции нет, и следы спирального дробления лучше всего выражены как раз у тех Раков, яйца которых содержат мало желтка и могут быть отнесены к изолецитальному типу.

По мнению Захваткина (1969, 1975), исходным для Ракообразных является гетероквадрантное спиральное дробление, которое потом становится равномерным, а еще позднее — поперечным. Существование разных форм полного дробления у этих животных он объясняет тем, что дробление якобы утратило важную функцию оплазматической сегрегации. С этими соображениями тоже трудно согласиться. Дробление многих Ракообразных имеет детерминированный характер и выполняет сегрегационную функцию. Кроме того, как уже отмечалось, гетероквадрантность дробления Ракообразных не могла быть ими унаследована непосредственно от Кольчатых червей, так как квадрант D в этих группах является носителем совершенно различных зачатков.

Андерсон (Anderson, 1973) тоже полагает, что самый примитивный, исходный для всего класса Crustacea тип развития представлен у Cirripedia, и выводит из него все остальные типы дробления. В то же время развитие Ракообразных так сильно отличается от такового Кольчатых червей и других Членистоногих, что Андерсон ставит под сомнение происхождение самих Ракообразных от Кольчатых червей и делает вывод о полифилетическом происхождении типа Членистоногих.

Трудность выведения различных вариантов полного дробления яиц Ракообраз-

ных из спирального 4d-дробления Вейгольдт (Weygoldt, 1963) пытается преодолеть допущением, что все Членистоногие прошли в своей эволюции стадию с поверхностным дроблением, после чего у некоторых из них (у паразитических, живородящих и очень мелких видов) произошло вторичное уменьшение количества желтка и возврат к полному дроблению. Сходные предположения делает также Доле (Dohle, 1979), врат к полному дроблению. Сходные предположения делает также Доле (Dohle, 1979). Эту возможность нельзя исключить полностью, так как бесспорные примеры такого рода мы видели уже у паразитических Перепончатокрылых, но это слова ли относятся к Ракообразным, яйца которых имеют подчас довольно крупные размеры (у *Ibla* 400 мк, а у *Pollicipes* 600 мк) и все же дробятся полностью (Batham, 1946; Anderson, 1965).

Более обоснованы представления Делсмана (Delsman, 1975), который предположил, что гетероквадрантное дробление яиц возникло у Полихет и Усоногих раков независимо на основе более примитивного равномерного дробления. Эту точку зрения поддержал и Вагин (1949), который полагал, что первичным для Ракообразных было „тетрамерное“ (т. е. гомоквадрантное) дробление, а потом у *Coropoda* и *Cirripedia* независимо произошло „наполнение D-квадранта желтком“.

Я полагаю, что эту идею можно выразить в еще более резкой форме (Иванова-Казас, 1977а, 1977б). Можно предположить, что Членистоногие произошли от очень примитивных Кольчатых червей, яйца которых еще не обладали резко выраженной телополитальностью, а дробление было равномерным и слабо детерминированным. Дальнейшая эволюция яиц и типов развития протекала у Кольчатых червей и в разных группах Членистоногих независимо. У Кольчатых червей квадрант D приобретает особенно важное значение как источник основной части экто- и мезодермы, а в эволюции дробления яиц Ракообразных проявились две другие тенденции: 1) в ряде случаев исчез наклон митотических веретен, из-за чего дробление приблизилось к радиальному, и 2) в отрядах *Coropoda*, *Cladocera* и *Cirripedia* независимо развилась гетероквадрантность, при которой квадрант D сталместилищем всей энтодермы, а мезодерма стала развиваться преимущественно (или исключительно) за счет квадрантов А, В и С.

Слабым местом такой трактовки эволюции дробления у Членистоногих является допущение, что у давших им начало Кольчатых червей еще не было ни яиц телополитального типа, ни специализированного спирального 4d-дробления и что эти онтогенетические признаки появились у них независимо от остальных *Spiralia* после того, как они стали сегментированными животными. Если же мы откажемся от этого допущения и в то же время не признаем возможность резкого упрощения организации яйца и возврата к более примитивному типу дробления у первичных Членистоногих, то мы будем вынуждены прийти к маловероятному заключению, что между *Annelida* и *Arthropoda* нет близкого родства и что сходство планов строения этих животных является результатом параллельной эволюции.

Следы спирального дробления представлены и у *Pogonophora*. Яйца этих животных содержат довольно много желтка и большей частью имеют удлинненную форму. У *Siboglinum caulleryi* их длина достигает 0,47–0,65 мм и они слегка изогнуты. На одном конце яйца желтка немного меньше, чем на другом, на середине вогнутой стороны нежат редукционные тельца, здесь же появляются первые врезающиеся борозды дробления, что характеризует это место как анимальный полюс. Впоследствии вогнутая сторона становится спинной, более бедный желтком конец яйца — передним (Иванов, 1975). Таким образом, яйцо *Siboglinum* с самого начала имеет билатерально-симметричную организацию.

Плоскости двух первых делений рассекают яйцо *Siboglinum* приблизительно по диагонали (рис. 52). Получающиеся 4 blastomeres различаются по размерам: передний и задний blastomeres В и D крупнее, чем боковые blastomeres А и С. При 3-м делении образуется 1-й квартет микромеров, который (по: Bakke, 1976) немного сдвинут

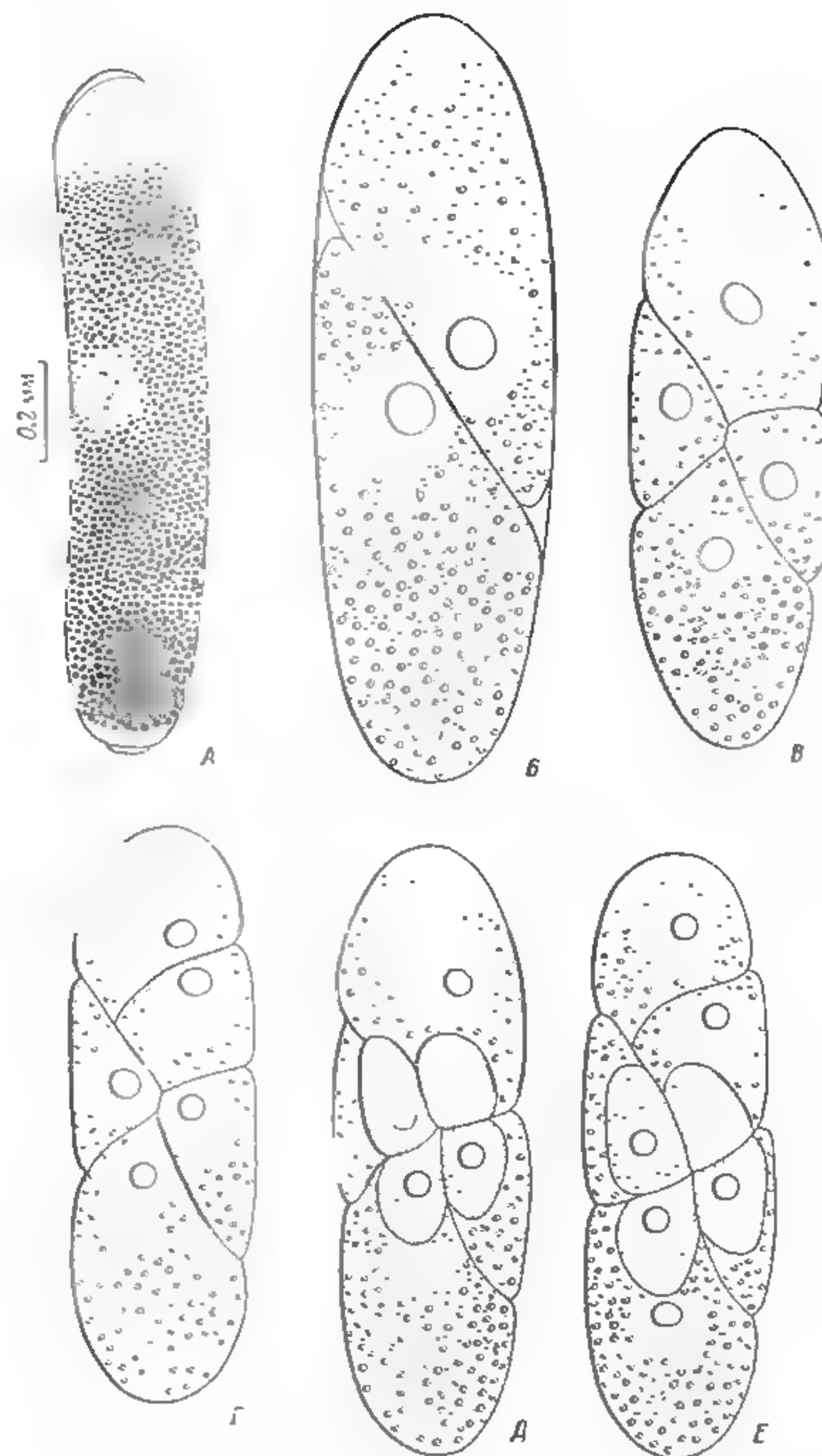


Рис. 52. Дробление Погонофоры *Siboglinum caulleryi* (по: Иванов, 1975). Яйцо (А) и стадии 2, 4, 5, 8 и 9 blastomeres (Б–Е).

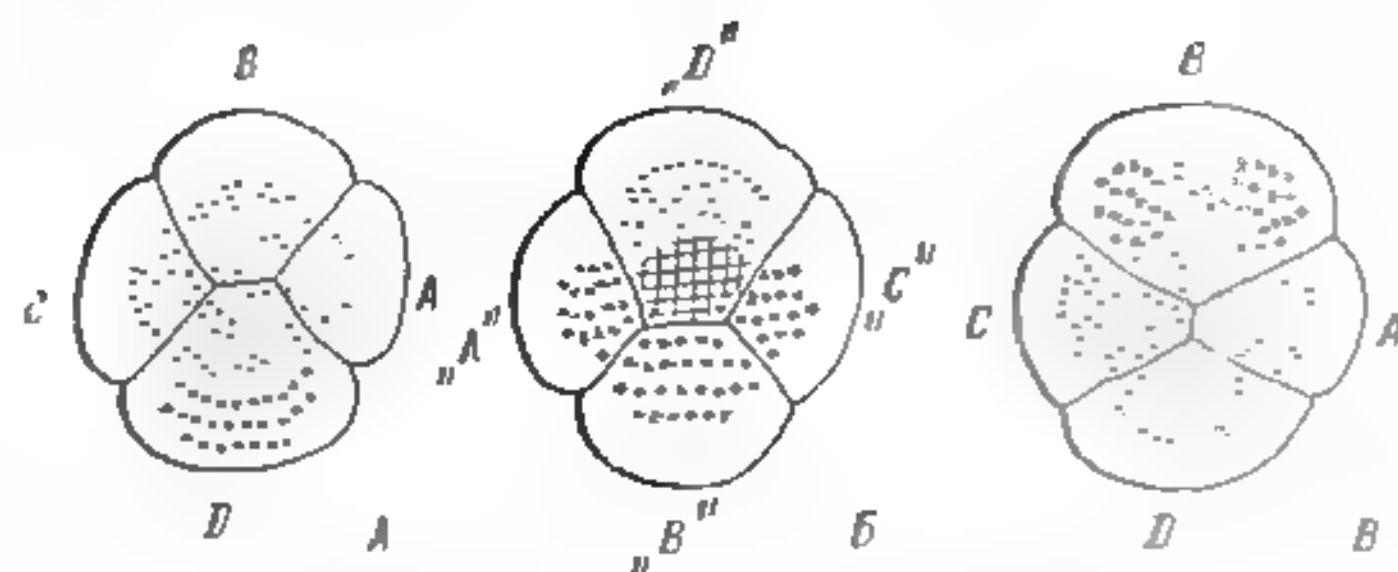


Рис. 53. Проспективное значение первых четырех бластомеров при дроблении *Polychaeta* (А), *Polypheta* (Б) и *Pogonophora* (В) (по: Иванов, 1977).

Точками обозначена эктодерма, крестиками — мезодерма, заштрихован в клетку — половой зачаток.

в декситропном направлении; 2-й квартет микромеров обособляется леотропным делением, образование 3-го квартета микромеров имеет менее правильный характер. У *Xerolipus* удастся проследить и образование 4-го квартета микромеров (Гуреева, 1979). У *Oligobrachia tashiroi* признаки спирального дробления выражены менее ясно, но на 4-клеточной стадии бластомеры располагаются в виде тетраэдра (Гуреева, 1988).

Дробление Погонофор рано становится неправильным и асинхронным, особенно быстро происходят деления клеток в переднем квадранте В. Завершается дробление образованием неравномерной морулы. Так как у Погонофор во время дробления значительных перемещений клеток не происходит, можно довольно точно определить проспективное значение первых бластомеров. Как показал Иванов (1977; 1988), эктодерма и энтодерма происходят у Погонофор от всех четырех квадрантов, а материал мезодермы содержится только в переднем бластомере В. Проспективное значение первых четырех бластомеров у Кольчатых червей, Усоногих раков и Погонофор схематически изображено на рис. 53, из которого явствует, что у Погонофор представлен еще один тип гетероквадрантности.

Завершая рассмотрение различных форм спирального дробления, следует упомянуть, что оно встречается также у *Orthonecrida* и *Dicyemida* — паразитических животных очень простого строения, но со сложным жизненным циклом, систематическое положение которых остается спорным. Некоторые зоологи считают их переходными формами между Простейшими и Многоклеточными животными (*Mesozoa*), другие предполагают, что это настоящие *Metazoa*, но сильно деградировавшие в связи с паразитизмом. Начальные стадии дробления зиготы *Rhopileura orhioforma* (*Orthonecrida*) можно было бы отнести к кольчатому типу (Caullery, Lavallée, 1912), а своеобразное дробление *Dicyemida* несомненно относится к квартетному типу (рис. 54). Как ориентировано 1-е деление яйца по отношению к его полярности, не известно. При 2-м делении митотические веретена располагаются в обоих бластомерах под прямым углом друг к другу, так что получившиеся 4 бластомера ложатся двумя перекрещивающимися парами (т. е. в форме тетраэдра). Затем от них в декситропном направлении отделяется 1-й квартет микромеров. При последующем делении микромеры делятся в леотропном направлении, а макромеры отделяют от себя как бы поглощая свой микромер и превращаются в „урну“ (*urn cell*). Урновые клетки становятся двудерными, так как в них происходит деление ядра без деления цитоплазмы. Микромерм 1-го квартета тоже делятся; за их счет образуются 20 клеток, которые окружают урновые клетки со всех сторон и развивают на своей поверхности реснички. Так возникает личинка (инфузориформ), состоящая из 28 кле-

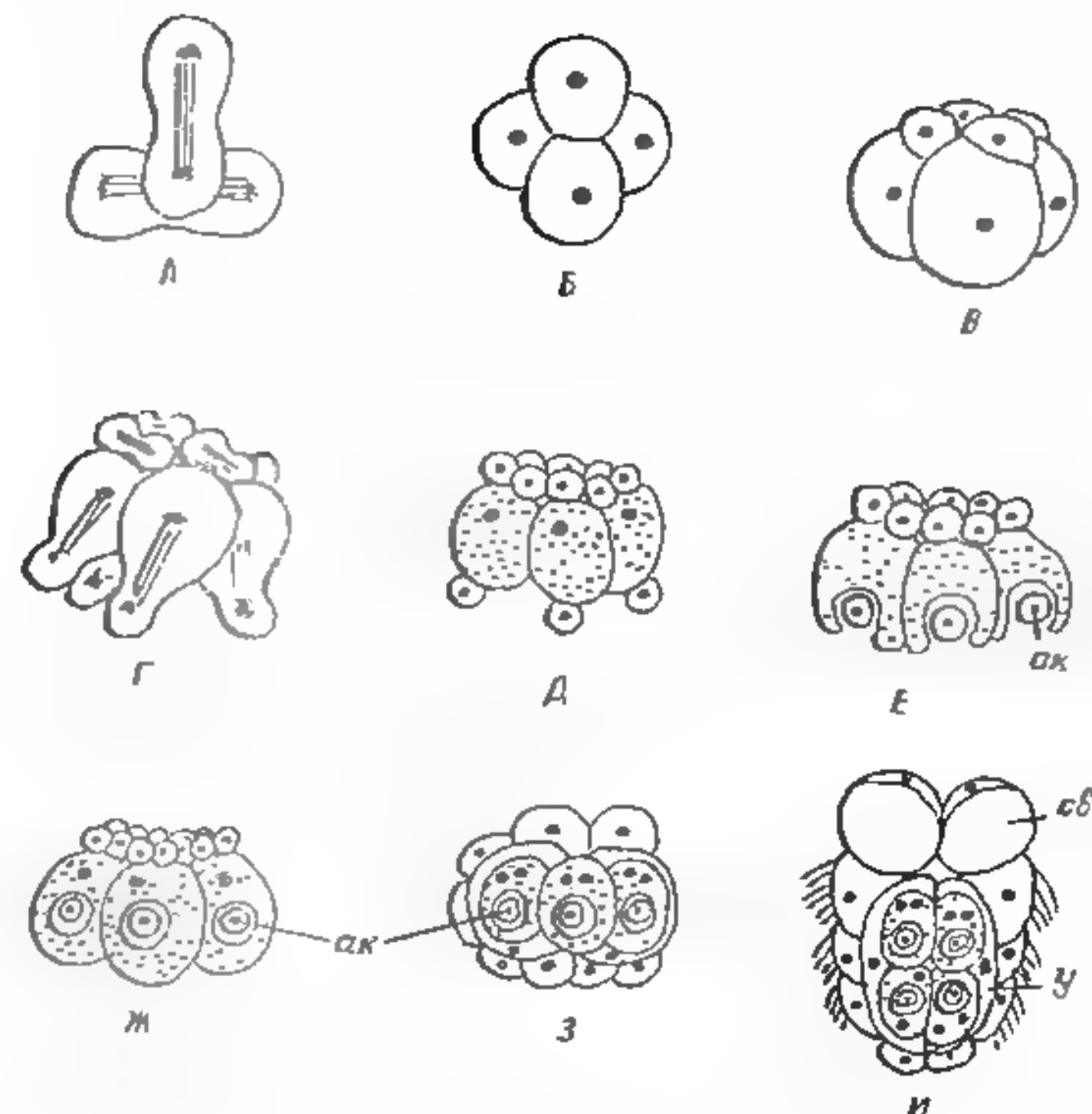


Рис. 54. Дробление *Dicyemida* (по: Lapan, Morowitz, 1975).

А — 2-е деление, Б — тетраэдр, В — стадия 8 бластомеров, Г — отделение 2-го квартета микромеров, Д и Е — стадии 16 бластомеров, Ж и З — последующие стадии развития, И — инфузориформ. ак — аксобласты (генеративные клетки), св — светопреломляющие клетки, у — урна.

ток, из которых 4 (урновые) двудерны (Lapan, Morowitz, 1975). Инфузориформ выполняет расселительную функцию — он выходит из тела хозяина (Головоногого моллюска) и служит для заражения нового хозяина. Если Дикиемиды — настоящие *Metazoa*, они могли произойти только от животных со слабо детерминированным точквалантным дроблением, вроде Турбеллярий или Немертин. Но дробление самих этих животных имеет детерминированный характер, что коррелирует со свойственным им постоянством клеточного состава.

Анализ дробления яиц Млекопитающих

Как показывают данные палеонтологии, Млекопитающие произошли в начале мелового периода от каких-то вымерших Рептилий. Никаких сведений о том, как протекает развитие этих животных, у нас, естественно, нет. Некоторые авторы (Hubrecht, 1908; da Costa, 1922; de Lange, 1935, — цит. по: Blütschli, 1937) полагали, что гипотетическим первичным *Amniota* были свойственны мелкие, бедные желтком яйца, которые и были унаследованы Млекопитающими, и что в эволюции последних не было стадии с меробластическим типом дробления. Однако, согласно представлениям большинства эмбриологов, у предков Млекопитающих было такое же развитие, как у современных Рептилий. Трудно себе представить, чтобы у животных

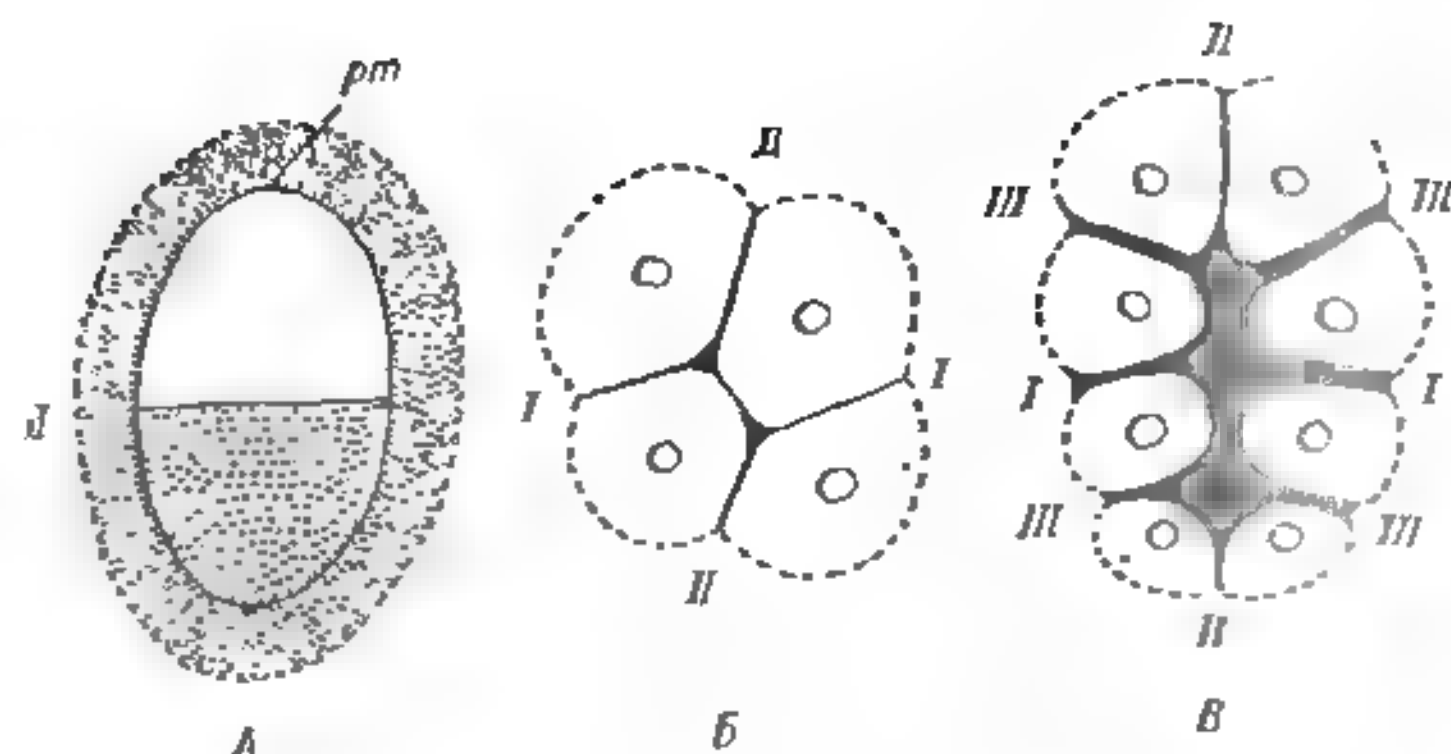


Рис. 55. Начальные стадии дробления Однопроходных (по: Flynn, Hill, 1947).

А — бластодиск до начала дробления, Б и В — стадии 4 и 8 бластомеров. I—III — плоскости 1, 2 и 3-го деления, рт — редуцирующее тельце.

с мелкими яйцами могли развиваться эмбриональные оболочки, аллантоис и желточный мешок, на построение которых расходуется большое количество клеточного материала, не говоря уже о том, что первичной функцией желточного мешка могло быть только хранение и переработка больших количеств желтка. Но прямое доказательство справедливости этой точки зрения дают примитивные Млекопитающие, у которых наблюдаются переходные формы развития от меробластического к голобластическому типу.

Основным источником сведений о развитии Однопроходных (Monotremata = Prototheria) являются работы Флинна и Хилла (Flynn, Hill, 1939, 1947). У Однопроходных формируются крупные яйца теллецитального типа, диаметр которых достигает 4–4.75 мм, одетые блестящей оболочкой (zona pellucida), не очень толстой белковой оболочкой и скорлупой. Стадии дробления протекают в половых путях самки, затем яйца выводятся наружу и продолжают свое развитие в гнезде (у Утконоса) или в кожной складке на брюшной стороне тела (у Ехидны).

Расположенный на анимальном полюсе цитоплазматический диск имеет билатерально-симметричное строение: он имеет овальную форму, одна его половина отличается присутствием в поверхностном слое цитоплазмы мелких гранул желтка, редуцирующее тельце смещается с места своего образования к противоположному концу диска (рис. 55). Дробление протекает по дискоидальному типу. Борозда 1-го деления рассекает цитоплазматический диск по его короткому диаметру на две клетки, из которых одна содержит желточные гранулы, а другая нет; борозда 2-го деления совпадает с продольной осью диска. При 3-м делении борозды проходят параллельно 1-й борозде, так что получаются два продольных ряда из четырех клеток (рис. 55, В). Затем все клетки делятся параллельно борозде 2-го деления, после чего правильность в расположении клеток утрачивается; со стадии 32 бластомеров дробление перестает быть синхронным; исчезают и признаки билатеральной симметрии зародыша. Поэтому выяснить отношения между симметрией ранних стадий развития и таковой позднего зародыша не удастся.

В результате деления клеток параллельно поверхности бластодиска и в косом направлении диск становится многослойным; из его краевой зоны выделяются клетки, сохраняющие связь с желтком, которые становятся вителлоцитами. Постепенно диск приобретает форму лиокальпуклой линзы с диаметром около 0.5 мм и максимальной толщиной 0.16 мм, в центральной части клетки располагаются в 6–7 слоев; эту стадию сравнивают с морулой. Затем диск начинает распространяться

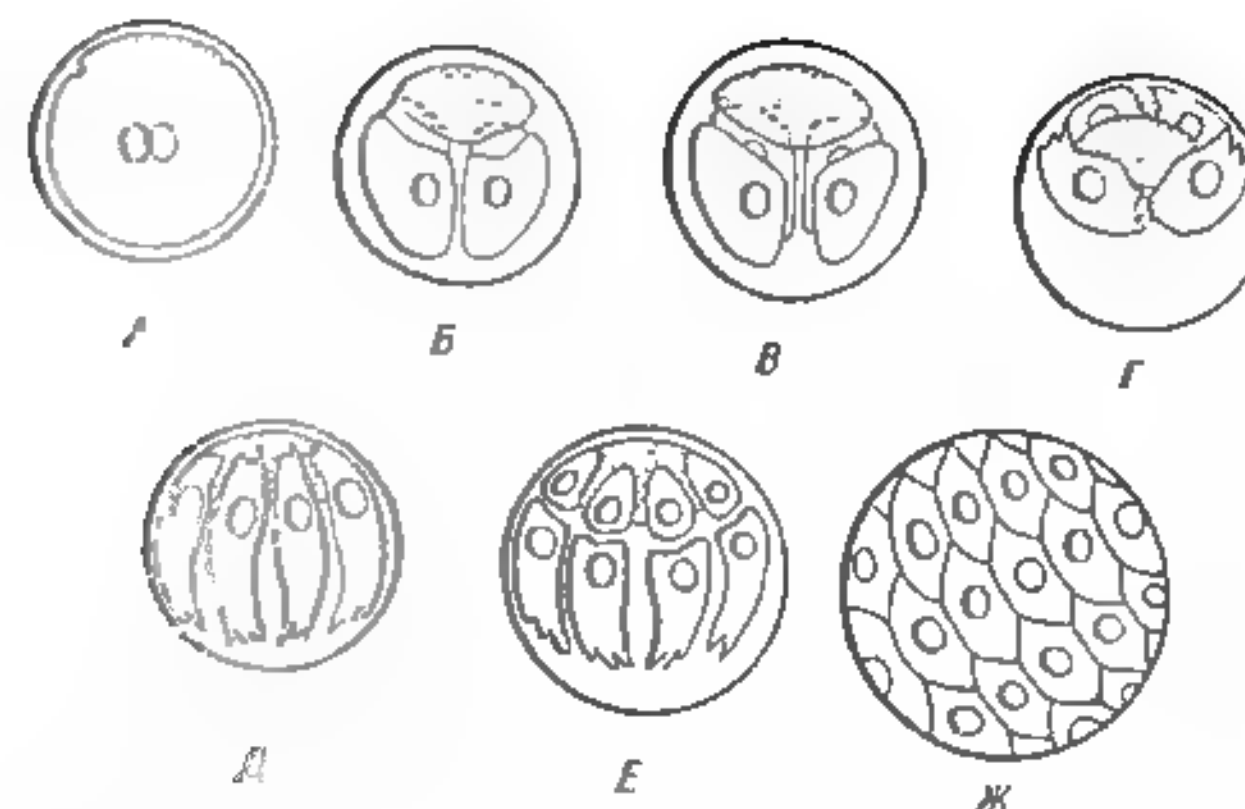


Рис. 56. Дробление Сумчатого *Antechinus* (по: Selwood, Young, 1983).

А — яйцо; Б — стадия 2 бластомеров; В и Г — стадии 4 бластомеров; Д, Е и Ж — стадии 8, 16 и 32 бластомеров. Пунктиром отмечен желточный комочок.

по поверхности желтка и снова становится однослойным (стадия бластодермы). В центре бластодиска появляется более светлая область, в которой различаются клетки двух типов — уплощенные клетки будущей эктодермы и рассеянные между ними более крупные и округлые клетки будущей энтодермы, т. е. уже намечается дифференциация зародышевых листков. Обрастание желтка бластодиском завершается смыканием его краев на вегетативном полюсе, где образуется „желточный пупок“. На этой стадии зародыш, все еще находящийся в матке, увеличивается в объеме, так как до откладки яйца он некоторое время всасывает выделения маточных желез.

Как можно видеть, по организации яйца и по характеру дробления Однопроходные еще мало отличаются от Sauropsida.

У Сумчатых (Marsupialia = Metatheria) зародыши гораздо большую часть своего развития проходят в матке и воспринимают выделяемое ею „маточное молоко“ (у Бандикута — *Perameles* — даже образуется примитивная плацента), а затем вынашиваются в инкубационной сумке. Яйца довольно мелкие (165 × 135 мк у *Didelphis virginica*, 250 мк у *Dasyurus viverrinus*) и содержат некоторое количество желточных гранул и капелек жира, которые распределяются равномерно или скапливаются у одного полюса. Во время овуляции яйцо одето блестящей оболочкой, в верхней части яйцевода к ней присоединяется слой кислых мукополисахаридов, а в нижней его части выделяется нежная скорлуповая оболочка.

Дробление у Сумчатых полное. У Сумчатой мыши (*Antechinus stuarti*, — по: Selwood, Young, 1983) в цитоплазме яйца содержатся капельки липидов, палочковидные тельца и пузырьки (пустые или с оформленным содержимым). Перед началом дробления все эти включения, условно обозначаемые как желток, скапливаются у одного полюса яйца (рис. 56, А). Пользуясь терминологией Хилла (Hill, 1911), авторы различают в яйце „верхнее“ полушарие (с желтком) и „нижнее“ (без желтка). При первом же делении большая часть желтка обособляется в виде компактного тела в „верхнем“ полушарии, при последующих делениях из цитоплазмы продолжают выталкиваться в перивителлиновое пространство какие-то материалы.

Дробление *Antechinus* не строго синхронное. Первые 3 деления проходят в меридиональном направлении (рис. 56, Б–Д), а 4-е — в широтном направлении несколько выше экватора. В результате получается верхний венец из 8 более мелких бластомеров и нижний венец из 8 более крупных бластомеров (рис. 56, Е). Однако на стадии

32 бластомеров и позднее все бластомеры выглядят одинаково, желток рассасывается и никаких признаков полярности зародыша не остается (рис. 56, Ж). У Сумчатой куницы (*Dasyurus viverrinus*, — по: Hill, 1911) дробление протекает сходным образом. После образования бластодермического пузырька на одном его полюсе начинается образование энтодермы; эту область называют эмбриональной в отличие от остальной, экстраэмбриональной части бластодермического пузырька. По мнению Хилла (Hill, 1911), эмбриональная часть бластодермического пузырька развивается у *Dasyurus* из „верхнего“ кольца клеток 16-клеточной стадии.

У Опоссума (*Didelphis*), по данным Хилла (Hill, 1918) и Мак Крейли (McCrady, 1938, — цит. по: Comot, Lucarz-Biétry, 1982), 1-е деление проходит в экваториальной плоскости и разделяет яйцо на 2 неравных бластомера, причем в области борозды происходит выталкивание частиц желтка и отделение фрагментов цитоплазмы (эти процессы наблюдаются также при 2-м и 3-м делении). Затем делится более крупный бластомер А и с некоторым опозданием бластомер В; плоскости их деления перекрещиваются, что приводит к тетраэдрическому расположению бластомеров. На 8- и 16-клеточной стадии бластомеры (объем которых несколько уменьшается из-за элиминации желтка и части цитоплазмы) располагаются довольно рыхло. Позднее они прикрепляются изнутри к оболочке и образуют бластодермический пузырек (т. е. целобластулу). В бластуле *Didelphis* тоже различаются эмбриональная часть, из которой развивается сам зародыш, и экстраэмбриональная часть, которая дает так называемую трофобласту. Проследив размерные различия бластомеров на последовательных стадиях развития, Хилл (Hill, 1918) пришел к выводу, что клетки, составляющие эти части бластодермы, являются „линейными потомками одного или другого бластомера на 2-клеточной стадии“.

Как отмечают Селвуд и Юнг (Selwood, Young, 1983), дорсовентральная полярность у зародыша Сумчатых появляется только после того, как на одном из полюсов начинают обособляться первые энтодермальные клетки. Этот полюс соответствует дорсальной стороне.

Эмбриологии высших Млекопитающих (Placentalia = Eutheria) посвящена обширная литература, в которой рассматривается развитие многих видов диких и домашних животных. Особенно интенсивно (в цитологическом, биохимическом и генетическом аспекте) изучается развитие Мыши, Крысы и Кролика, ставших обычными лабораторными животными (см.: Дыбан, 1988). Для Плацентарных млекопитающих характерно развитие более совершенной плаценты, через которую осуществляется питание зародыша, его газообмен и выведение вредных продуктов обмена. Хотя в яйцах содержится некоторое количество запасных питательных веществ, но настоящие желточные пластинки отсутствуют, почему яйца Плацентарных млекопитающих относят к алецитальному (Mulnard, Pasteels, 1982) или изолецитальному (Дыбан, 1988) типу.

Из яичника выходит ооцит II, одетый блестящей оболочкой и „лучистым венцом“ (corona radiata) — обрывками фолликулярного эпителия, которые вскоре отпадают. Оплодотворение происходит в верхней части яйцевода, после чего выделяется 2-е редукционное тельце и начинается дробление.

В яйце Мыши на полюсе редукционных телец находится область, составляющая около 20 % всей поверхности, в которой отсутствуют кортикальные гранулы и микроворсинки; именно через эту область в яйцо входит сперматозоид (Nicosia et al., 1977). По наблюдениям ряда авторов (см.: Dalcq, 1957; Пожидаев, 1963; Balinsky, 1965), у Мыши, Крысы и Кролика в одной половине яйца присутствуют многочисленные РНК-содержащие гранулы, а в противоположной половине цитоплазма сильно вакуолизована. Ось, проходящая через середину обеих цитоплазматических областей, образует прямой угол с анимально-вегетативной осью, которая, по мнению этих авторов, соответствует переднезадней оси зародыша. Плоскость 1-го деления яйца

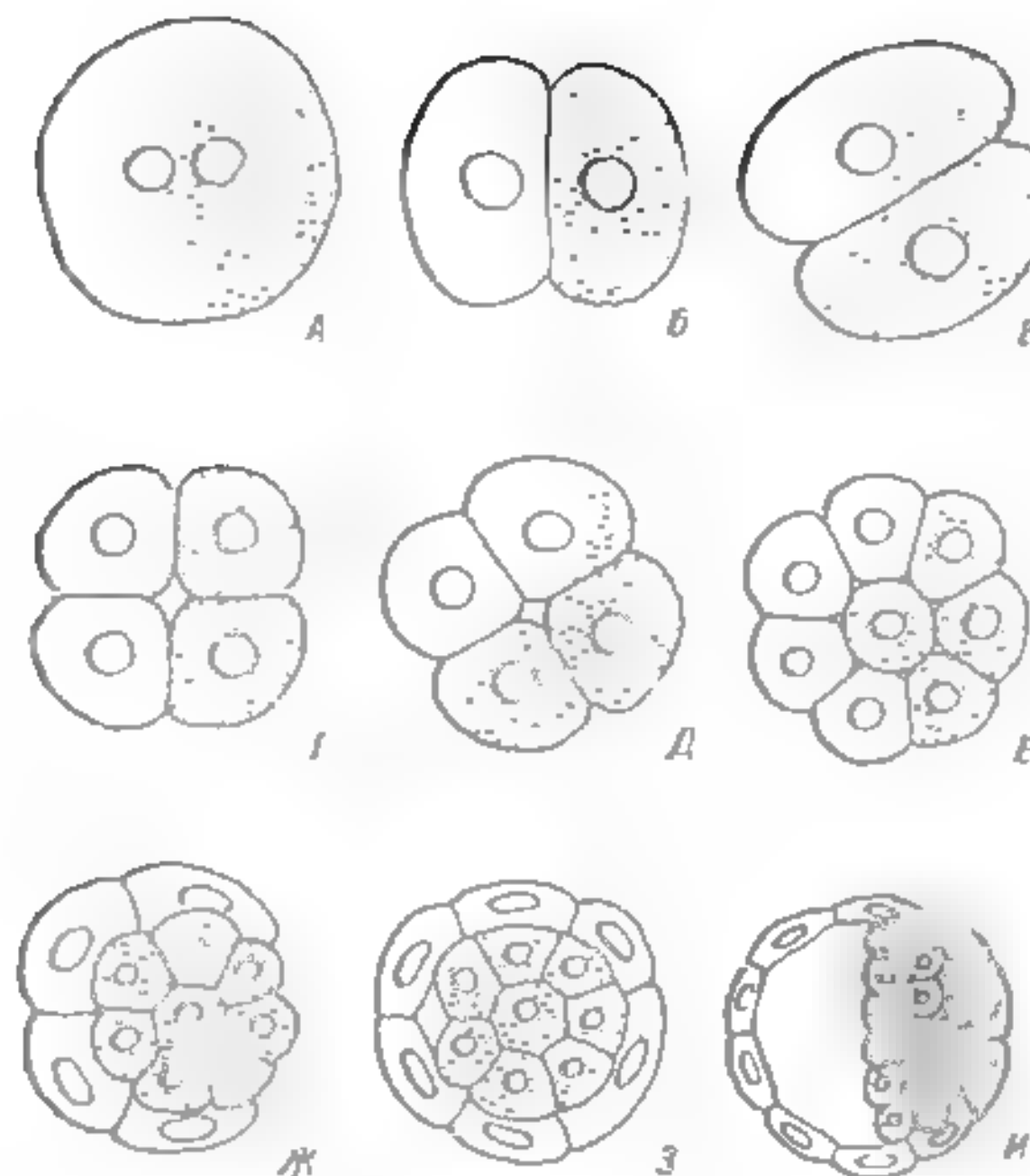


Рис. 57. Распределение кислой фосфатазы на стадиях дробления у Крысы (по: Mulnard, 1966). А — яйцо (видны пронуклеусы); В и В — стадии 2 бластомеров; Г и Д — стадии 4 бластомеров; Е — стадия 8 бластомеров; Ж, З и И — формирование бластоцисты.

варьирует, но иногда (в 13 случаях из 27) базофильная цитоплазма попадает в один бластомер, а вакуолизированная — в другой. Позднее за счет базофильных бластомеров развивается так называемый эмбриобласт, а из вакуолизированных — трофобласт. Положение эмбриобласта определяет стигниую сторону зародыша, а трофобласта — брюшную сторону. Позднее Мюльнар (Mulnard, 1955) установил, что базофильная область цитоплазмы в яйце Крысы отличается также повышенным содержанием кислой фосфатазы и тоже попадает в клетки эмбриобласта (рис. 57).

Из этого следует, что один из меридианов яйца является дорсальным, а другой — вентральным, т. е. что яйцо Млекопитающих обладает билатерально-симметричной организацией. Этот вывод был оспорен Пожидаевым (1963), который считает, что у Крысы анимально-вегетативная ось яйца проходит через середины обеих цитоплазматических областей. По его наблюдениям, место выделения редукционных телец сильно варьирует, а 1-е деление яйца чаще всего проходит через его базофильную часть. Пожидаев считает, что положение редукционных телец и ядра не может служить критерием полярности яйца, и придает большее значение дифференциации самой цитоплазмы. Ссылаясь на то, что у большинства животных анимальным становится тот полюс ооцита, который лучше снабжается кислородом, он указывает, что у Крысы к центру яичника, где расположены разветвления кровеносных сосудов, обращена именно базофильная часть ооцита, которую и следует считать анимальной.

Сущность расхождений в трактовке полярности яйца Дальком, с одной стороны, и Пожидаевым — с другой, сводится к тому, что первым критерием анимального полюса считают положение редукционных телец и плоскости 1-го деления яйца (т. е. признаки, характеризующие первичную полярность яйца, которая у Млекопитающих, по всей вероятности, уже утратила свое значение), а последний исходит из prospec-

тивного значения частей яйца, которое действительно является причиной анимально-вегетативной поляризации.

Серьезным аргументом в пользу представлений Пожидаева может служить тот факт, что развивающийся из базофильной части яйца эмбриобласт Млекопитающих гомологичен бластодиску Рептилий и Птиц, расположенному на анимальном полюсе телолецитального яйца.

Дробление ниц Плацентарных млекопитающих полное, но неправильное, в расположении бластомеров наблюдаются значительные межвидовые и внутривидовые вариации. Часто, как у Сумчатых, происходит выталкивание частиц желтка или отторжение фрагментов цитоплазмы.

Поскольку редукционные тельца легко смещаются, установить направление 1-го деления удается не всегда, но у Кролика, как показали гризизненные наблюдения (Красовская, 1934), борозда 1-го деления проходит меридионально и имеет врезавшийся характер: она зарождается на анимальном полюсе и доходит до вегетативного полюса с некоторым опозданием. Красовская полагает, что врезавшийся характер этой борозды является следом дискоидального дробления. По мнению Мюльнара (Mulnard, 1966), 1-е деление яйца Крысы чаще всего проходит в сагиттальной плоскости.

Очень часто один из двух первых бластомеров оказывается несколько крупнее другого и раньше приступает к следующему делению. Но у Мышей и Крыс, даже если оба бластомера не отличаются по размерам, деление одного из них начинается на 20–60 мин позднее, что объясняют различным содержанием в них каких-то морфогенетических факторов. По данным Беннета (Bennet, 1982, — цит. по: Дыбан, 1988), первым вступает в деление тот бластомер, в котором оказываются хвостик и мембранные антигены сперматозоида. Таким образом, за стадией 2 бластомеров обычно следует стадия 3 бластомеров (рис. 58, А, Б). Асинхронность дробления проявляется и на последующих стадиях.

У Крысы 2-е деление тоже меридиональное и получившиеся 4 бластомера чаще всего лежат в одной плоскости, реже они располагаются „крестообразно” (т. е. в форме тетраэдра, — рис. 58, В, Г). У Кролика, Мыши и Золотистого хомячка тетраэдрическое расположение бластомеров является правилом и достигается соответствующим положением митотических веретен или путем постмитотического перемещения бластомеров (Hamilton, Samuel, 1956; Seidel, 1960a; Mulnard, 1967; Mulnard, Pasteels, 1982). „Тетраэдр” описан также у Кошки, Ежа, Летучей мыши и Макаки (Hill, Tribe, 1924).

На 8-клеточной стадии бластомеры чаще всего образуют неправильную кучку, но для Крысы характерно их расположение в форме пластинки, в которой все они или большая часть лежат в одной плоскости (рис. 58, Д). Эту пластинку часто называют плакулой, что нельзя признать удачным, так как этим термином издавна обозначается определенный тип бластуны (см. ниже). По данным Пожидаева (1963), 3-е деление проходит у Крысы в экваториальной плоскости, так что получаются два квартета бластомеров — анимальный и вегетативный — и лишь позднее происходит их перераспределение и образование пластинки, но другие авторы этого не подтверждают. Уплотненную форму зародыша Крысы на 8-клеточной стадии Сембрат (Sembrat, 1955) трактует как „филогенетический отголосок” зародышевого диска, но это маловероятно, так как даже у гораздо более примитивных Сумчатых бластодиск уже не формируется. У других Placentalia расположение восьми бластомеров в форме пластинки встречается крайне редко (Mulnard, Pasteels, 1982).

До 8-клеточной стадии бластомеры располагаются довольно свободно и имеют округлые очертания, но потом происходит компактизация — бластомеры теснее прижимаются друг к другу и приобретают многогранную форму. Кроме того, в это время происходит и поляризация клеток — на их апикальной поверхности концентрируются микроворсинки, вдоль латеральных стенок выстраиваются микротрубочки, под

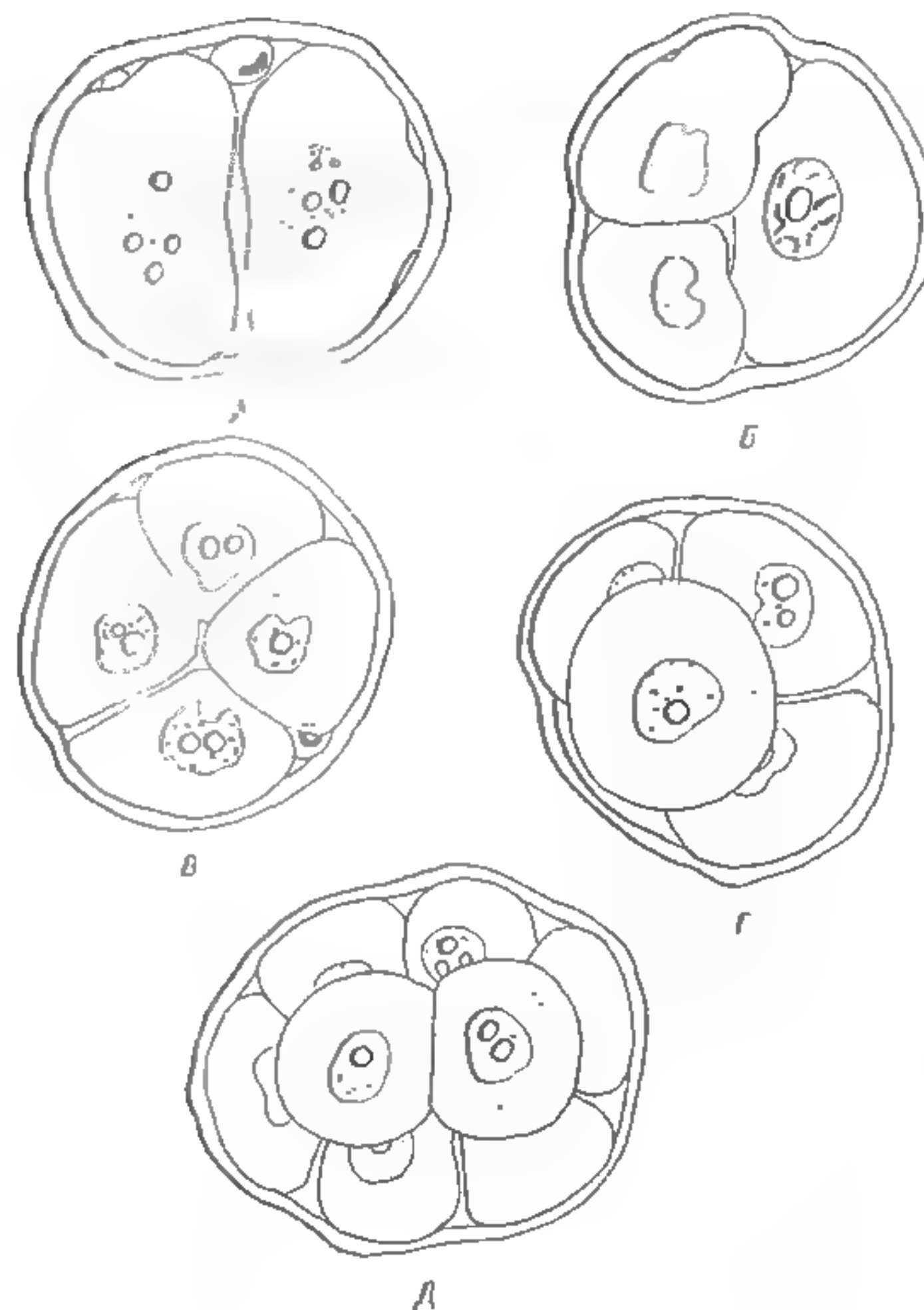


Рис. 58. Дробление яйца Крысы (по: Sembrat, 1955).

А и Б — стадии 2 и 3 бластомеров, В и Г — стадии 4 бластомеров, Д — стадия 8 бластомеров.

которыми располагаются эндоцитозные пузырьки (Reeve, Ziomek, 1981; Ziomek et al., 1982). Это особенно хорошо выражено у Крысы и гораздо слабее у Мыши (Reeve, 1981). Компактизацию зародыша и поляризацию его клеток можно сравнить с эпителизацией бластулы у низших Deuterostomia, хотя они происходят на гораздо более ранней стадии.

В конце дробления зародыш обычно принимает форму морулы. Еще на стадии 16–32 бластомеров начинается дифференциация клеток на две категории: клетки, занимающие в моруле поверхностное положение, являются зачатком трофобласта (провизорного органа, играющего важную роль в процессе имплантации зародыша в стенку матки и питания), а внутренние клетки образуют так называемый зародышевый узелок (эмбриобласт, или внутреннюю клеточную массу — ВКМ), из которого впоследствии развивается сам зародыш и еще ряд провизорных органов. Внутренние клетки лишены тех признаков поляриности, которые характеризуют бластомеры в конце 8-клеточной стадии. Количество внутренних

клеток сначала невелико — у Кролика на 16-клеточной стадии внутри находится только один бластомер, на 20-клеточной — 3, на 32-клеточной — 5, а на 64-клеточной — 14 (Daniel, 1976), а у Мыши на 16-клеточной стадии внутри находятся 7 клеток, а на 32-клеточной стадии — 14 клеток (Johnson, Zimek, 1983).

По Мюльнару (Mulnard, 1955) и Пожидаеву (1963), у Крысы часть бластомеров на стадии 8-клеточной пластинки отличается базофилией и повышенным содержанием кислой фосфатазы, причем один из них занимает центральное положение (см. рис. 57). Затем происходит процесс, напоминающий элиболию, — клетки, не обладающие названными признаками, обрастают со всех сторон базофильные клетки, которые образуют эмбриобласт.

Довольно рано между трофобластом и эмбриобластом появляются щелевидные полости, которые затем сливаются в единый бластоцель. Этот процесс получил название кавитации. В некоторых случаях жидкость, заполняющая бластоцель, сначала накапливается в виде внутриклеточных вакуолей; иногда наблюдается также разрушение некоторых внутренних клеток (см.: Mulnard, Pasteels, 1982). Эмбриобласт, сохраняющий форму плотного комочка клеток, остается прикрепленным к трофобласту в одном месте. На этой стадии, свойственной только Млекопитающим, зародыш называется бластодермическим пузырьком, или бластоцистой. Полос бластоцисты, к которому примыкает эмбриобласт, называется эмбриональным, а противоположный — абэмбриональным. Но поскольку эмбриобласт соответствует бластодиску *Sauvignia*, эмбриональный полюс бластоцисты можно считать анимальным, а абэмбриональный — вегетативным. Бластоциста Мыши состоит из 120–200 клеток.

Приведенное выше описание относится в основном к лабораторным Грызунам, но у других Плацентарных млекопитающих ранние стадии имеют свои особенности. Так, например, у Свины асинхронность дробления выражена особенно резко; быстрее размножающиеся клетки становятся более мелкими и дают начало трофобласту, а из более крупных клеток развивается ВКМ, причем последняя сначала располагается на наружной поверхности трофобластического пузырька и лишь позднее попадает внутрь (Heuser, Streeter, 1929).

У Насекомоядных *Hemicentetes* (Blüntschli, 1937, Goetz, 1937) и *Elephantulus* (Horsl, 1945) в результате дробления образуется целобластула. Эмбриобласт возникает у *Hemicentetes* путем пролиферации клеток на одном полюсе бластулы, а у *Elephantulus* происходит мультиполярная миграция в бластоцель клеток, которые сначала образуют рыхлую мезенхимобразную ткань, а затем сгущаются в комочек, прикрепляющийся изнутри к трофобласту.

Неравномерность 1-го деления яйца привлекла внимание еще самых первых исследователей развития Млекопитающих. По наблюдениям Дюваля (Duval, 1895), у Летучей мыши микромер и его потомки делятся быстрее и дают начало трофобласту, а от макромера происходит эмбриобласт (правда, сам Дюваль считал трофобласт эктодермой, а эмбриобласт энтодермой). Аналогичные наблюдения сделаны над зародышами Свины (Heuser, Streeter, 1929).

Как уже упоминалось, бластомеры Грызунов различаются по степени базофилии и по содержанию кислой фосфатазы, так что дробление сопровождается оплазматической сегрегацией. По предположению Далька (Dalcq, 1957), в яйцах Плацентарных млекопитающих уже детерминирована дорсовентральная полярность, и первые два бластомера бывают равноценными только в тех случаях, когда плоскость 1-го деления совпадает с сагиттальной плоскостью зародыша. Несмотря на большие технические трудности, к настоящему времени проделано немало экспериментов, направленных на выяснение потенций отдельных бластомеров. Я упомяну лишь некоторые

Тарковский (Tarkowski, 1959) у зародышей Мыши и Зейдель (Seidel, 1960a) у Кро-

лика на 2- и 4-клеточной стадии убивали один из бластомеров, не повреждая zona pellucida. Затем оперированные зародыши вводились в половые пути самки, покрытой вазэктомизированным самцом (что обеспечивало необходимые для имплантации гормональные условия). Из оставшихся неповрежденными бластомеров развивались бластоцисты с различными дефектами — пустые трофобластические пузырьки (без ВКМ) или, наоборот, группы клеток (ВКМ), не покрытые трофобластом. Но некоторые зародыши (17% у Мыши) нормально имплантировались и развивались, и даже родилось несколько доношенных жизнеспособных мышат и крольчат. Сходные результаты получены и в экспериментах с зародышами Овец: нормальных ягнят удалось получить даже из одного изолированного бластомера 4-клеточной стадии ($1/4$) или из одного или двух бластомеров 8-клеточной стадии ($1/8$, $2/8$) (Willadsen, 1981).

Результаты своих опытов Тарковский истолковал сначала с позиций гипотезы Далька (Dalcq, 1957): два первых бластомера бывают тотипотентными только в том случае, если плоскость 1-го деления яйца совпала с плоскостью его билатеральной симметрии. А Зейдель предположил, что в определенной части яйца содержится некий необходимый для нормального развития фактор (организационный центр); те бластомеры, в которые при дроблении попадает этот фактор, обладают высокой регулятивной способностью, а бластомеры, его не содержащие, могут дать только внезародышевые части.

Позднее взгляды Тарковского изменились. Применяя более совершенную методику деления бластомеров без их повреждения и культивирования *in vitro*, он вместе с Врублевской (Tarkowski, Wróblewska, 1967) получил нормальные и дефектные бластоцисты из $1/2$ -, $1/4$ - и $1/8$ -бластомеров. Анализируя полученные данные, эти авторы (см. также: Tarkowski, 1970) указывают, что в случае ранней детерминации частей яйца при разъединении бластомеров одного зародыша должны были бы получаться комплементарные (взаимно дополняющие друг друга) образования, чего на самом деле не происходит. Кроме того, они отмечают, что полученные бластоцисты часто отличаются от нормальных численным преобладанием клеток трофобласта. На основании этих наблюдений была выдвинута новая гипотеза, согласно которой все клетки, вплоть до стадии 8 бластомеров, способны развиваться в элементы трофобласта и ни одна из них еще не детерминирована к развитию в эмбриобласт; для развития последнего требуется влияние эпигенетического фактора, каковым является положение клетки внутри морулы на стадии начала накопления жидкости и образования бластоцеля. Эти процессы начинаются через определенное время после оплодотворения и не зависят от того, из какого количества клеток состоит зародыш. Но при развитии изолированных $1/2$ -, $1/4$ - и $1/8$ -бластомеров количество клеток к началу кавитации в 2, 4 или в 8 раз меньше, чем в норме. В то же время у зародышей, состоящих из меньшего количества клеток, относительно большая их часть находится на поверхности морулы, и лишь немногие оказываются внутри и могут дать начало эмбриобласту. С этой идеей хорошо согласуется тот факт, что при культивировании $1/4$ -бластомеров бластоцисты составляют 40% всех полученных образований, а из $1/8$ -бластомеров только 15%.

К близким взглядам пришла также Минтц (Mintz, 1964), которая делала опыты по слиянию зародышей Мыши. Освобожденные от zona pellucida зародыши легко слипаются и сливаются друг с другом даже на стадии 16–32 бластомеров, что приводит к образованию нормальных однополюсных бластоцист (с одной лишь ВКМ) увеличенных размеров (даже после слияния 7–10 зародышей). Минтц подчеркивает, что никакой рассортировки клеток при этом не происходит и клетки дифференцируются в соответствии со своим новым положением в составе зародыша.

Стерн и Вильсон (Stern, Wilson, 1972), сращивая разновозрастных зародышей (на стадиях 8 бластомеров и ранней морулы), тоже получили в 42% опытов нормальные бластоцисты (хотя соответственно более крупных размеров). Сращивание прижиз-

использованных зародышей с несокращенными показало, что клетки трофобласта бластоцисты могут включаться в эмбриобласт полученной химеры. Из этого следует, что трофобласт сохраняет широкие потенции вплоть до стадии бластоцисты.

Опыты Вильсона, Болтона и Катлера (Wilson et al., 1972) с маркировкой бластомеров Мыши показали, что периферические участки цитоплазмы бластомеров на 2- и 4-клеточной стадии попадают впоследствии в клетки трофобласта, а части бластомеров, обращенные внутрь зародыша, попадают в ВКМ. Это означает, что на ранних стадиях развития существенных перемещений клеток у Мыши не происходит (т.е. что дифференциация трофобласта и эмбриобласта совершается по типу морульной деламинации). При слиянии двух морул в месте их соприкосновения часть поверхностных клеток оказывается внутри и входит в состав эмбриобласта. Все это лучше согласуется с гипотезой „снаружи-внутри”, нежели с сегрегационной гипотезой. По мнению этих авторов, полярность и предполагаемая Пальком и Мюльнарком билатеральная организация яйца никакой роли в развитии не играют.

Интересные результаты получены и из экспериментов по диссоциации зародышей Мыши (на стадиях от 8 бластомеров до ранней бластоцисты) на отдельные клетки с их последующей реакгрегацией (Stern, 1972). Оказалось, что нормальное развитие возможно даже в тех случаях, когда были смешаны клетки, взятые от зародышей разного возраста. При этом клетки перемешивались беспорядочно, первичные пространственные отношения между ними не восстанавливались. Все это бесспорно свидетельствует в пользу представления, что детерминация бластомеров как зачатков трофобласта или эмбриобласта зависит от их положения в моруле (см.: Дыбан, 1988). Однако эта гипотеза не является совершенно неуязвимой. Прежде всего, следует отметить, что она неприменима к тем Млекопитающим, у которых стадия морулы отсутствует (например, *Hemicentetes*), а также и к Свинье, у которой клетки эмбриобласта располагаются сначала на поверхности зародыша. Даже если говорить только о лабораторных Грызунах, она не может объяснить развитие из изолированных бластомеров нормальных бластоцист, а в некоторых случаях и плотных морул, состоящих преимущественно из клеток эмбриобласта (Mulnard, 1965, 1966). Наконец, из гипотезы „снаружи-внутри”, в основе которой лежит представление, что от общего количества клеток в момент кавитации зависит относительное количество внутренних клеток, а это в свою очередь определяет степень развития эмбриобласта, вытекает, что в опытах с объединением зародышей должны получаться бластоцисты с гипертрофированным эмбриобластом, чего фактически не отмечено.

Мюльнар (Mulnard, 1966), пытаясь согласовать результаты гистохимических исследований и экспериментальные данные, склоняется к тому, что детерминация бластомеров, обусловленная предварительной структурой яйца Млекопитающих, имеет обратимый характер и может быть изменена при воздействии эпигенетических факторов.

В последнее время начала завоевывать популярность еще одна гипотеза — поляризационная (Johnson et al., 1981, — лит. по: Reeve, 1981; Johnson, Mago, 1985), которая, в сущности, очень близка к сегрегационной, так как объясняет дифференциацию клеток на наружные и внутренние неравномерным распределением клеточных органоелл при митозе. Согласно этой гипотезе, у Мышей и Крыс возникновение двух клеточных субпопуляций происходит путем деления поляризованных бластомеров 8-клеточной стадии на апикальную и базальную часть (рис. 59). Но эта гипотеза совершенно не согласуется с непосредственно наблюдаемым у Крыс и некоторых других животных эллипсоидным обрастанием внутренних клеток наружными.

В связи с этой гипотезой представляют интерес опыты с культивированием бластомеров, диссоциированных на 16-клеточной стадии. Если культивировать вместе одну поляризованную клетку (начавшую развитие в сторону трофобласта) и одну аполярную (ориентированную на эмбриобласт), то после их деления получается

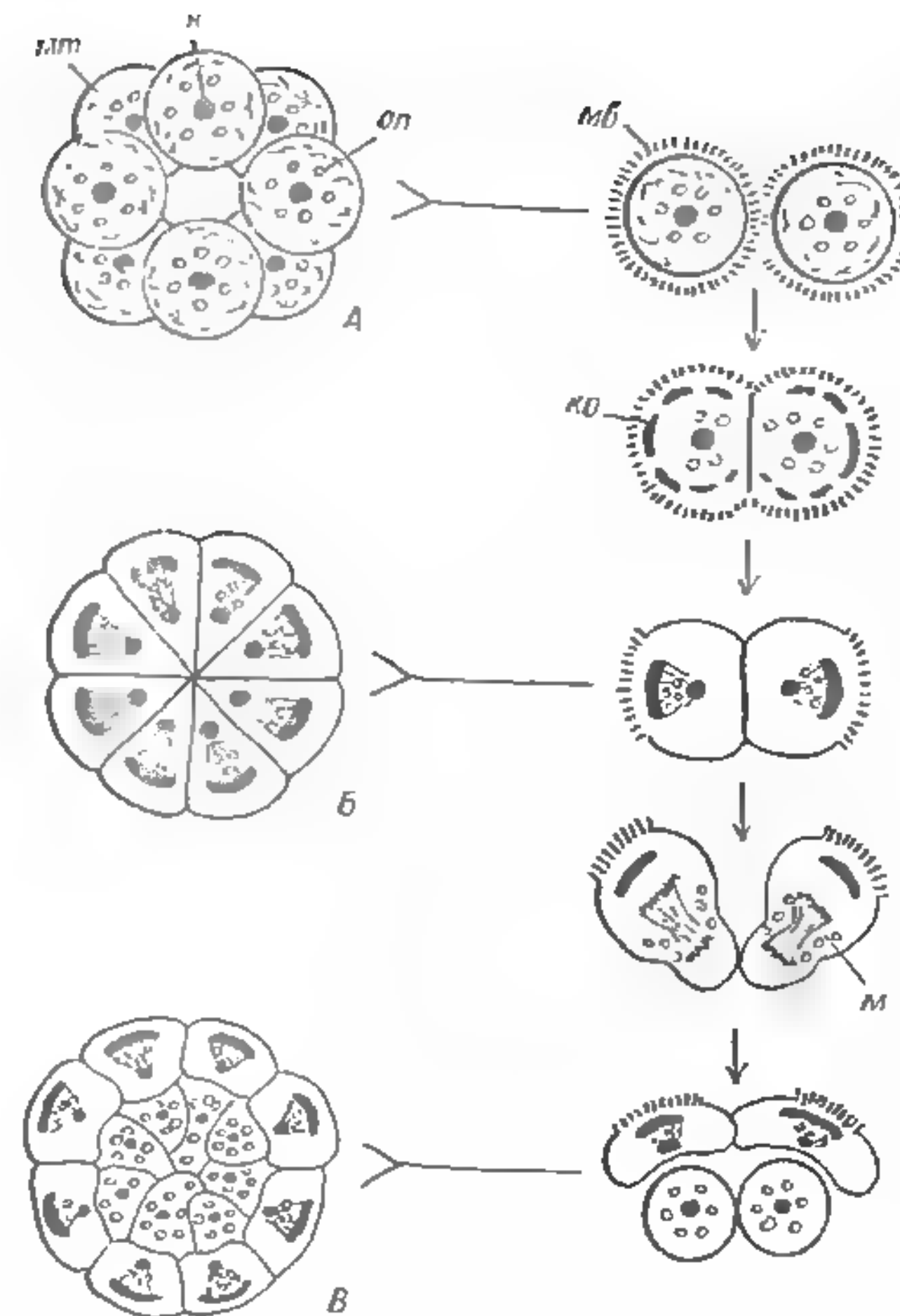


Рис. 59. Дифференциация наружной и внутренней популяции клеток при дроблении Крысы (по: Johnson, Mago, 1985, немного упрощено).

А — стадия 8 бластомеров до компактизации, Б — то же после компактизации, В — стадия 16 бластомеров. В правом вертикальном ряду изображены изменения в структуре клеток, ко — гипотетический кортикальный организатор, м — митотическое веретено, mb — микроворсинки, mt — микротрубочки, op — окаймленные пузырьки, я — ядро.

миннаторная модель бластоцисты — две клетки занимают центральное положение, а две другие сильно уплотняются и окружают их. При культивировании поодиночке или попарно только поляризованных или только аполярных клеток среди их потомков нередко появляются клетки другого типа. Это показывает, что, несмотря на происходящую на стадии 16 бластомеров дифференциацию клеток в двух направлениях, они еще сохраняют широкие потенции, реализация которых происходит в результате их взаимодействия друг с другом (Johnson, Zimek, 1983).

Характеризуя дробление яиц Плацентарных млекопитающих с чисто внешней стороны, можно сказать, что после исчезновения желтка оно как бы вернулось на исходные эволюционные позиции и приобрело черты вторичного сходства с дроблением яиц низших Metazoa. Расположение бластомеров боковой частью неправильное и изменчивое, но у некоторых видов иногда, а у других, как правило, 4-клеточная

стадия имеет форму тетраэдра. Вторичное происхождение имеет и врезанный характер борозды 1-го деления яйца, который, так же как элиминацию запасных питательных веществ и части цитоплазмы, следует, по-видимому, считать „пережитком“ дискоидального дробления. Ранняя поляризация blastomeres, разумеется, тоже не имеет никакого отношения к протозойной полярности blastomeres, она возникает после компактизации зародыша в результате взаимодействия их друг с другом, и, следовательно, является выражением усиливающейся интеграции зародыша.

Интересно, что дифференциация blastomeres на два типа и установление определенных пространственных отношений между ними, приводящие к формированию трофобласта и эмбриобласта, внешне очень похожи на различные типы гаструляции — на мультipoлярную иммиграцию, эпиболию, морульную и даже (если верить схеме на рис. 59) клеточную деламинацию.

Значение ооплазматической сегрегации

Наблюдающиеся при развитии многих животных процессы ооплазматической сегрегации легли в основу представления об особых „органобразующих веществах“, присутствие которых предопределяет онтогенетическую судьбу blastomeres. Это представление подкрепляется результатами опытов с изоляцией blastomeres, удалением полярной лопасти и разрезанием зародышей у форм с резко выраженным детерминированным дроблением. В этом отношении особенно показательны эксперименты с центрифугированием яиц Асцидий (Conklin, 1931). Яйца *Styela* (= *Cynthia*) *parvula* подвергались центрифугированию в период между оплодотворением и 2-м делением дробления. Центрифугирование вызывает расслоение цитоплазматических компонентов: у центрипетального полюса скапливается пигмент, под ним лежит зона светлой гялоплазмы, а у центрифугального полюса — желток. Расположение этих слоев по отношению к полярности яйца случайно. Если центрифугирование производилось в период интеркинеза, то распределение веществ вскоре возвращается к норме, но если оно совпало по времени с началом деления яйца, распределение компонентов цитоплазмы между blastomeres оказывалось нарушенным. Получались зародыши, в которых можно было различить зачатки всех основных органов с признаками гистологической дифференциации (в мышечных клетках присутствовали миофибриллы, в клетках хорды наблюдалась вакуолизация, в зачатке нервной системы возникали скопления пигмента, которые были истолкованы как зачаток статолита, и т. д.), но расположение этих зачатков было хаотическим. Из этого следует, что нарушение пространственного распределения каких-то элементов цитоплазмы приводит к таким же нарушениям в плане строения зародыша. Но при этом оказалось, что как раз наиболее заметные, бросающиеся в глаза элементы (желток, пигмент, митохондрии) не имеют для дифференциации зачатков решающего значения и могут получиться энтодермальные клетки без желтка, а мышечные клетки без желтого пигмента. Поэтому Конклин заключил, что перспективное значение blastomeres определяется не этими элементами, а физико-химическими свойствами самой цитоплазмы. Перемещение желтка и пигмента лишь сопутствует перемещению каких-то внешне неразличимых, но важных в морфогенетическом отношении частей цитоплазмы.

Сходным образом при центрифугировании яиц Морского ежа *Paracentrotus lividus* пигмент, обладающий более высокой удельной массой, скапливается в центрифугальной части яйца и в зависимости от положения зародыша может оказаться в разных blastomeres, но ход развития не нарушается, о чем свидетельствуют нормально протекающие процессы дробления и положение blastopore (Morgan, 1927).

Как уже упоминалось, дробление Брюхоногого моллюска *Nyassa* сопровождается

образованием полярной лопасти, которая содержит много желтка. После центрифугирования она образуется, как в норме, на вегетативном полюсе, но в ней могут оказаться гялоплазма или жировые включения (Morgan, 1933). Из центрифугированных яиц Полихеты *Chaetopterus* и Двустворчатого моллюска *Cumingia*, у которых тоже образуется полярная лопасть, были получены нормальные личинки (см.: Гексли, де Бер, 1936). Лишь очень сильное центрифугирование яиц приводит у Моллюсков к формированию уродливых велитеров (см.: Raven, 1958). Таким образом, у Морского ежа, Полихет и Моллюсков центрифугирование, вызывающее смещение видимых компонентов цитоплазмы, не приводит к значительным нарушениям развития. На основании этих наблюдений высказано предположение, что в цитоплазме яйца имеется некий устойчивый против центрифугирования или легко восстанавливающийся каркас или же факторы, обеспечивающие пространственную организацию дробления и дальнейшего развития, локализуясь в кортикальном слое яйца. Большинство исследователей склоняется к последней альтернативе (Morgan, 1927, 1933; Kühn, 1955; Balinsky, 1965, и др.). В пользу этого представления свидетельствует и существование в кортикальном слое яиц более развитого цитоскелета, сообщаящего им способность противостоять умеренному центрифугированию.

Таким образом, на смену гипотезе „органобразующих веществ“ пришла развиваемая Равеном (Raven, 1958, 1964, 1972, 1976) гипотеза кортикального поля. По идее Равена, кортикальный слой яйца является носителем переднезадней и дорсовентральной полярности и „создает в яйце некоторую систему координат, по отношению к которой ориентированы все процессы развития“ (Raven, 1964). Действующие в кортикальном поле силы притяжения и отталкивания приводят к дифференциальному распределению различных веществ цитоплазмы, расположение ядер и митотических веретен во время дробления тоже контролируется кортикальным полем. У Брюхоногого моллюска кортикальное поле асимметрично и определяет синистральный или лекстральный характер спирального дробления. Большое морфогенетическое значение полярной лопасти тоже зависит не от ее содержимого, а от входящего в нее участка кортикального поля.

Различные физические и химические свойства blastomeres в свою очередь приводят к дифференциальной экспрессии генов. Эта „первичная химическая дифференциация... обуславливает местные изменения формы клеток и их сродства, что влечет за собой морфогенетические движения, которые приводят к гаструляции и образованию зародышевых листков“ (Raven, 1964, с. 26). В то же время влияния кортекса определяют только самый общий план строения зародыша и достаточны лишь для формирования личинки, но органогенез и гистогенез дефинитивных органов нуждаются в участии новых каузальных факторов.

Эти идеи применительно к развитию других *Spiralia* поддерживает также Катер (Cather, 1971). С этих позиций анализируют эксперименты с зародышами Головоногого моллюска Арнольд и Вильямс-Арнольд (Arnold, Williams-Arnold, 1976). Они развивают мысль, что содержащаяся в кортексе яйца *Loligo* морфогенетическая информация переходит в желточный синцитий, в котором возникают органоспецифические области. После элибилического распространения бластодермы по поверхности желточного синцития эта информация попадает в blastomeres и предопределяет их дальнейшую дифференциацию в определенные зачатки. С гипотезой кортикального поля согласуется также экспериментально установленный факт, что blastomeres и клетки бластулы Морских звезд и Морских ежей поляризованы. На своем апикальном полюсе они сохраняют структуры, которые ранее располагались в периферическом слое цитоплазмы яйца (Wolpert, Mercer, 1963; Schroeder, 1988; Nelson, McClay, 1988; Kuralshī, Osapai, 1989). При помещении зародышей в бескальциевую морскую воду или некоторые специальные среды они распадаются на отдельные клетки, в которых в течение нескольких часов сохраняются морфологические признаки

полярности. После перенесения суспензии этих клеток в нормальную морскую воду клетки слипаются друг с другом и образуют агрегаты, в которых начинается развитие. Сначала клетки располагаются в агрегатах беспорядочно, но потом переориентируются таким образом, что их апикальные концы оказываются обращенными наружу, а базальные — внутрь (Nelson, McClay, 1988). Но это еще не означает полного восстановления кортикальной мозаики. Из таких агрегатов развиваются „эмбриониды“, в которых начинается дифференциация зародышевых листков, и в некоторых случаях, например у *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula* (Giudice, 1962) и *Strongylocentrotus purpuratus* (Hamada, 1978), были получены почти нормальные плутеусы, при этом отмечено, что чем моложе стадия, на которой была произведена диссоциация зародыша, тем более полного развития достигала личинка (Giudice, 1962).

Это последнее наблюдение подтвердил и Фримен (Freeman, 1988), который диссоциировал на отдельные клетки зародышей *Hemicentrotus pulcherrimus* на стадиях 16 бластомеров приблизительно 400 клеток и мезенхимной бластулы. Только в опытах с 16-клеточными зародышами и в очень немногих случаях ему удалось получить личинки, похожие на плутеусов. Фримен объясняет это тем, что при небольшом количестве типов клеток вероятность случайного восстановления в агрегатах нормальных пространственных отношений между ними выше.

Для рассматриваемой проблемы представляет интерес не только конечный результат опытов, но и сам процесс развития агрегатов. Изолированные на 16-клеточной стадии бластомеры *Arbacia punctulata* и *Lytechinus pictus* продолжают делиться, а затем образуют агрегаты различной формы, от которой зависит дальнейший ход развития. Более компактные агрегаты превращаются в ресничную бластулу, развивающуюся далее нормально. В других случаях агрегаты имели форму четковидных тяжей, вздутые участки которых тоже обособлялись в виде бластул. Но иногда возникали агрегаты, состоящие из одного распластанного по субстрату слоя клеток. В этом слое сначала появились спикеры, затем скелетный каркас „обраста“ клетками и происходило формирование плутеусов, которые отделялись от остального агрегата (Spiegel, Spiegel, 1975). Если при 1-м варианте развития можно предположить, что бластомеры, каждый из которых является носителем определенной части кортикального поля, располагаются так, что составляют целостную картину, то при 2-м и особенно 3-м варианте это представляется невероятным.

В агрегатах клеток, получившихся после диссоциации гаструл Морской звезды *Asterina pectinifera*, сначала происходит эпителизация поверхностного слоя клеток, а потом внутри появляется полость; клетки, ограничивающие эту полость, тоже приобретают эпителиальное расположение. Затем происходит „гастрюляция“ — возникший описанным способом зачаток архентерона прорывается наружу отверстием — „бластопором“ (Dan-Sohkawa et al., 1986). В условиях этого эксперимента процессы, приводящие к образованию гаструл, так сильно отличаются от нормальных, что объяснить их с позиций гипотезы кортикального поля трудно. Более вероятно, что решающим фактором дифференциации клеток служит их положение в составе агрегата.

Таким образом, даже опыты, сделанные на Иглокожих, дали довольно противоречивые результаты, но не следует упускать из виду, что у разных животных и на разных стадиях могут действовать разные физиологические механизмы развития. Очевидно, эта интересная гипотеза едва ли имеет универсальное значение. Если дробление сопровождается разрывами и склеиваниями фрагментов кортекса (Преснов, Исаева, 1985), то у *Cnidaria* из-за подвижности бластомеров топологическое единство кортикального слоя не сохраняется. Перегруппировка бластомеров на ранних стадиях дробления многих Нематод тоже означает глубокую топологическую перестройку. Трудно применить гипотезу кортикального поля и к зародышам с вариабельным дроблением и высокой регулятивной способностью. Если даже кортикальное

поле действительно существует, оно должно рассматриваться как вторичный продукт эволюционного усложнения организации яйца.

Возвращаясь к вопросу о значении ооплазматической сегрегации, следует добавить, что, хотя дифференциальное распределение некоторых компонентов цитоплазмы и не играет решающей роли в развитии, включение желтка преимущественно в зитодермальные клетки, а митохондрий — в мышечные имеет определенный биологический смысл, так как оно подготавливает и облегчает начальные процессы дифференциации эмбриональных клеток. При регулятивном типе развития значение ооплазматической сегрегации не так велико, но оно возрастает по мере выработки в процессе эволюции детерминированного типа развития, что идет параллельно с усложнением „предварительной структуры“ яйца.

Бластула как заключительная стадия дробления

Разделение индивидуального развития на стадии довольно условно; это особенно ясно чувствуется при определении стадии бластулы. Обычно бластулой называют стадию развития между окончанием дробления и началом гастрюляции, но если начало гастрюляции определяется сравнительно легко, то решить, когда кончается дробление, оказывается нелегко. Обычно окончание дробления связывают с установлением нормального для данного вида жгт. отн. ядерно-плазменного отношения или (что практически есть то же самое) с переходом от палинтомических делений к монотомическим. Однако чтобы выяснить, когда это происходит у каждого конкретного вида, необходимо предпринять специальное кропотливое исследование, и эмбриолог, занимающийся описанием морфологических картин развития, такими сведениями обычно не располагает. Более того, можно усомниться в том, что переход к монотомии вообще может служить признаком окончания дробления, — ведь в подавляющем большинстве случаев деление клеток сопровождается уменьшением их размеров (т. е. сохраняет палинтомический характер) до конца эмбрионального развития, а иногда и дольше — пока животное не начнет самостоятельно питаться. Ранний переход к монотомическому типу возможен только в том случае, если зародыш получает питательные вещества извне. Обсуждая проблему ядерно-плазменных отношений при дроблении, Кюн (Kühn, 1955) в качестве примера ссылается на Сцифоидную медузу *Chrysaora*, у которой ядерно-плазменное отношение стабилизируется на стадии бластулы, после чего клетки успевают восстанавливать свои размеры между делениями. Но эмбриональное развитие *Chrysaora* протекает в теле материнской медузы, от которой зародыш получает питательные вещества. Такие же отношения могут возникнуть и в других случаях живорождения, при эмбриональном паразитизме, при развитии зародышей в питательной среде (Олигохеты, Пиявки, некоторые Брюхоногие моллюски) или при наличии особенно большого количества желтка, когда происходит ранняя дифференциация клеток на собственно эмбриональные, за счет которых формируется зародыш, и экстраэмбриональные, берущие на себя функцию переработки желтка, продукты которой передаются зародышу.

Дондуа (1979; 1991) отмечает, что конец дробления характеризуется изменениями в характере клеточных циклов, снижением пролиферативной активности и десинхронизацией делений. Но эти изменения происходят постепенно, а у некоторых животных дробление асинхронно с самого начала. Габаева и Карпычева (1987) справедливо отмечают, что разграничение стадий дробления и бластулы на основании цитологических критериев едва ли оправдано; в частности, они напоминают, что у Млекопитающих самые первые деления зиготы уже характеризуются „полной структурой клеточного цикла“, из чего можно было бы сделать парадоксальный вывод об отсутствии у них дробления.

По Коршельту и Гейдеру (Korschelt, Heider, 1909), концом дробления следует считать момент, когда бластомеры утрачивают округлую форму, теснее прижимаются друг к другу и образуют эпителиальный пласт (т. е. происходит переход от рыхлой к более плотной „упаковке“ клеток); Иванов (1945) тоже придавал большое значение этому процессу эпителизации, полагая, что при этом коллапсирует цитотипический период развития и начинается органотипический. У Игокожих эпителизация бластулы сопровождается поляризацией клеток, образованием базальной мембраны, стулы сопровождается поляризацией клеток, образованием базальной мембраны, а на апикальных поверхностях клеток — микроворсинок и жгутиков; между клетками возникают специализированные контакты. Стенка бластулы уже представляет собой пограничную структуру, отделяющую внутреннюю среду (бластоцель с заполняющей ее жидкостью) от наружной (Габаева, Карпычева, 1987). По мнению Преснова и Исаевой (1985), на стадии эпителизации бластулы функция контроля над формой зародыша переходит от кортикального слоя, действующего в комплексе с яйцевыми оболочками, к клеточным контактам. О том, что в это время действительно повышается интеграция зародыша и на первый план выходят межклеточные взаимодействия, свидетельствует тот факт, что у Гидроидов *Oscapia* и *Stomatoca* после „хаотического“ дробления все-таки образуется нормальная целобластула. У Морской звезды *Asterina* после освобождения дробящегося яйца от оболочки бластомеры образуют на дне сосуда рыхлую кучку и, по-видимому, никак не связаны друг с другом. Но после 8-го синхронного деления между бластомерами устанавливаются более тесные контакты (формируются септированные десмосомы) и они располагаются пластом. Затем (после 9-го или 10-го деления) края клеточного пласта заворачиваются кверху и смыкаются, что приводит к образованию правильной целобластулы (Dan-Sohkawa, Fujisawa, 1980; Kadokawa, 1983).

Следует, однако, заметить, что у Крысы процессы, соответствующие эпителизации (компактизация и приобретение клетками полярности), происходят на стадии 8 бластомеров, т. е. задолго до кольца дробления.

Если считать концом дробления эпителизацию бластулы, то окажется, что у очень многих животных (Нематод, Гастротрих, *Spiralia*) стадии бластулы вообще нет, так как к началу гаструляции клетки все еще сохраняют вид бластомеров, а у Гребневиков последний акт дробления — выделение мезодермальных микромеров — происходит уже после погружения макромеров внутрь, т. е. после начала гаструляции. Впрочем, можно согласиться с тем, что целобластула с эпителизированной стенкой представляет примитивные отношения, так как именно такие бластулы образуются у Губок, Книдарий и Игокожих, производящих мелкие, бедные желтком яйца и выметывающих их в воду, а у других животных бластула утратила типичные черты.

По мнению Шмидта (1960), критерием конца дробления может служить „обособление групп клеток, являющихся исходными для зародышевых закладок“ (с. 24). Так, у Коровы „конечной стадией дробления надо считать раннюю бластоцисту, обладающую закладкой зародышевого узла, энтодермы, эктодермальной мезенхимы и трофобласта“ (там же, с. 25). Другими словами, дробление завершается, когда начинается дифференциация зародышевых листков и зачатков специализированных провизорных органов. При таком делении эмбрионального развития на стадии для бластулы места не остается.

Было бы противоположной крайностью считать бластулу состоящей из совершенно однородных клеток. Авторы, описывающие развитие Млекопитающих, обычно не считают бластоцисту бластолой на том основании, что на этой стадии уже проявляется дифференциация клеток на трофобласт и эмбриобласт. Однако этот аргумент не представляется очень убедительным, так как у животных с детерминированным делением на стадии бластулы многие бластомеры уже являются зачатками определенных органов. По-видимому, раннюю бластоцисту (до обособления энтодермы) можно считать бластолой.

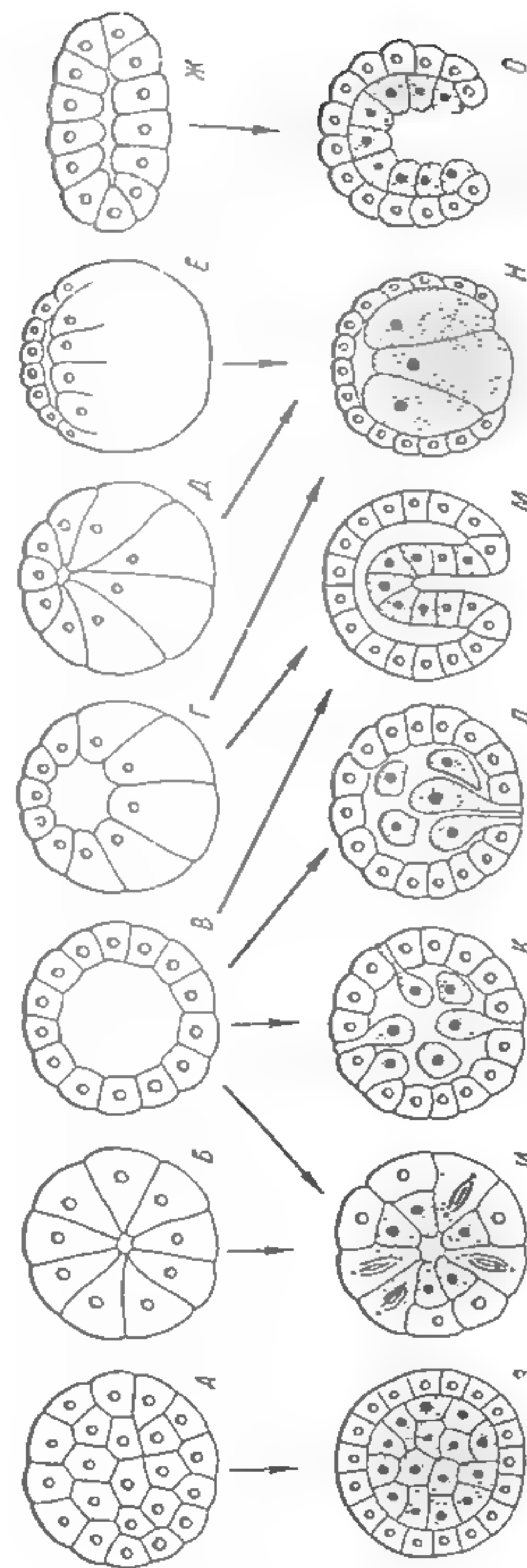


Рис. 60. Типы бластул при полном дроблении и связанные с ними типы гаструляции (схема).

А — равномерная морула, Б — стерробластула, В — равномерная целобластула, Г — неравномерная целобластула, Д — неравномерная стерробластула, Е — дисхобластула, Ж — плакула, З — морульная деламинация, И — клеточная деламинация, К — мультитиплярная иммиграция, Л — мультитиплярная иммиграция, М — инвагинация, Н — эпигения, О — изгибание плакулы. Эпигения отмечена пунктиром.

Трудности с морфологическим определением стадии бластулы отчасти обусловлены тем, что в зависимости от организации яйца и типа дробления формируются бластулы разного строения (рис. 60). Различаются следующие типы бластул: 1) целобластула, которая характеризуется наличием центральной полости (бластоцеля), возникающей во время дробления путем расхождения клеток, и стенки целя; 2) стерробластула, отличающаяся отсутствием бластоцеля, почему составляющие ее клетки (расположенные одним споем) имеют коническую форму и соприкасаются своими вершинами в центре; 3) плакула — сильно уплощенная бластула, имеющая форму двуслойной пластинки; 4) морула, в которой клетки располагаются беспорядочно; 5) дискобластула, получающаяся в результате дискоидального дробления и имеющая форму клеточного коллачка на шаровидной массе перазделившегося желтка; дискобластула представляет собой в сущности очень неравномерную целобластулу или стерробластулу, в вегетативной части которой клеточные границы отсутствуют; 6) перибластула — результат поверхностного дробления и отличается от целобластулы тем, что на месте бластоцеля находится желток; 7) синцитиальная бластула, в которой клеточные границы отсутствуют. По-видимому, наиболее примитивной является однослойная разномерная целобластула, которая рекапитулирует филогенетическую стадию шаровидной колонии Простейших до превращения ее в Фагоцителлу. Все остальные типы бластул произошли вторично из-за накопления желтка, усложнения организации яйца и возникновения специализированных форм дробления.

При детерминированном дроблении в бластуле, состоящей из разнородных бластомеров, расположение последних выражает пространственные отношения между зачатками, что можно видеть, например, у Асцидий (см. рис. 25) и Полифемуса (см. рис. 50). Но в тех случаях, когда границы зачатков внешне не различаются, их можно определить, окрашивая прижизненно (или маркируя каким-нибудь другим способом) небольшие группы клеток и прослеживая их перемещения в процессе гаструляции и органогенеза, а также иными экспериментальными методами. В результате таких исследований получается „карта презумптивных областей зачатков”. Так, в бластомере Насекомых рано сгеноются различными внезародышевая часть, из которой впоследствии развиваются эмбриональные обспочки, и зародышевая полоска, а в пределах последней (уже с применением специальных методик) удается установить области трех зародышевых листков, некоторых зачатков и границ отдельных сегментов. Сходным образом составлены карты зачатков для Ланцетника, Амфибий и бластодиска Костистых рыб и Птиц. Однако из возможности составления подобных карт не следует, что клетки каждой области уже необратимо детерминированы как зачатки соответствующих органов; это означает только, что из них развиваются эти органы в ходе нормального, ничем не нарушенного развития.

Глава IV

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ И ГАСТРУЛЯЦИЯ

Теория зародышевых листков, ее история и основные положения

В развитии почти всех многоклеточных животных происходит разделение клеток на два или три комплекса, или листка, занимающих определенное пространственное положение в теле зародыша и соответственно получивших названия экто-, энто- и мезодермы. Затем из состава этих листков выделяются зачатки различных органов. Накопление сведений о формировании зародышевых листков и их роли в развитии у разных животных, а также стремление осмыслить эти факты с эволюционной точки зрения привели к возникновению теории зародышевых листков, ставшей одним из крупнейших обобщений сравнительной эмбриологии XIX в.

История возникновения и развития теории зародышевых листков подробно рассматривается Кнорре (1980а), что позволяет изложить ее здесь более кратко.

Зародышевые листки были впервые обнаружены Вольфом, а затем Пандером (Wolf, 1812; Palder, 1817, — цит. по: Райков, 1950) у зародыша Курицы; позднее Бэр (Baer, 1828, 1837) установил их наличие у других Позвоночных. По Бэру, у Курицы первоначально развиваются два зародышевых листка — анимальный и вегетативный, а потом они снова подразделяются: первый — на кожный и мускульный, а второй — на сосудистый и слизистый. По современной терминологии кожный листок соответствует эктодерме, слизистый — энтодерме, а мускульный и сосудистый (происхождение которых было описано Бэром неправильно) — париетальному и висцеральному листку мезодермы.

Затем благодаря исследованиям Ковалевского и Мечникова и других крупных эмбриологов второй половины XIX в. выяснилось, что зародышевые листки образуются и при развитии Беспозвоночных животных. Сами названия „эктодерма” и „энтодерма” были впервые употреблены Гексли (Huxley, 1849) при описании развития Медуз и были позднее перенесены на других животных.

Важной вехой в развитии учения о зародышевых листках послужила работа Ковалевского (1871а), посвященная развитию нескольких видов Олигохет и Насекомых. Обобщая свои наблюдения, Ковалевский пришел к выводу, что способы обособления зародышевых листков и их дальнейшая онтогенетическая судьба у Беспозвоночных и Позвоночных принципиально сходны. Это послужило фактической основой для установления гомологии зародышевых листков у всех Metazoa. Теоретическое обоснование этой гомологии получила в работах Геккеля и Мечникова (Haeckel, 1875; Мечников, 1886), которые в соответствии со своими представлениями о происхождении Многоклеточных животных дали зародышевым листкам филогенетическую трактовку.

По Геккелю, экто- и энтодерма рекапитулируют первичные органы (кожу и кишку) гипотетической Гастреи, а первичным способом их обособления в онтогенезе является инвагинация; третий зародышевый листок — мезодерма — образовался на более поздней стадии заологии. Согласно представлениям Мечникова, первичными органами Фагоцителлы были киобласт и фагоцитобласт; киобласт представлен в онтогенезе эклотермой, а фагоцитобласт у разных животных эволюционировал в двух направлениях: у Двуслойных животных (Diploblastica) он стал стенкой гастральной полости и рекапитулируется энтодермой, а у Трехслойных животных (Triploblastica) из него развились кишечник и органы, расположенные между ним и кожными покровами, поэтому он рекапитулируется экто- и мезодермой. Первичным способом формирования двуслойного зародыша является, по Мечникову, смешанная делминация.

В характеристику зародышевых листков входит также их специфичность — предполагается, что каждый из них дает начало строго определенным органам, одинаковым у всех животных (но, конечно, с учетом того, что по мере повышения организации животных расширяется и круг производных каждого листка). Из эктодермы, как правило, развиваются кожные покровы, органы чувств, центральная нервная система, энтодерма дает основную часть пищеварительной системы — среднюю кишку и открывающиеся в нее железы, а производными мезодермы являются мускулатура и все виды соединительной ткани, включая кровеносную систему и внутренний скелет (но при этом к основному зачатку органа могут присоединяться тканевые элементы, происходящие от других зародышевых листков). Специфичность зародышевых листков тоже имеет эволюционный смысл, так как онтогенетическое развитие органа из того или иного зародышевого листка рекапитулирует его филогенетическое происхождение от соответствующего первичного органа предка. Именно поэтому некоторые сходные по функции органы в разных группах животных иногда развиваются из разных зародышевых листков. Так, органы выделения (протонефридии Плоских червей, мальпигиевы сосуды Пауков и Насекомых и почки Позвоночных) развиваются из разных зародышевых листков потому, что в процессе эволюции они возникли независимо и не гомологичны.

Зародышевые листки различаются и по своим физиологическим свойствам. Как отмечает Катч (Katsch, 1959), они еще у зародыша начинают выполнять (конечно, в упрощенной форме) те же функции, что и органы, которые из них впоследствии развиваются. Так, эктодерма является пограничной тканью и осуществляет контакт с внешним миром, затем те же функции выполняют ее производные — кожные покровы, органы чувств, нервная система. Функцией энтодермы, как и развивающегося из нее кишечника, является обмен веществ (усвоение желтка), а мезодерма, по мнению Катча, играет у зародыша опорную роль и дает впоследствии внутренний скелет и все виды соединительной ткани, а также органы осморегуляции (почки) и мускулатуру, т. е. ее функции расширяются. Хотя взгляды Катча очень схематичны, они могут быть приняты в самой общей форме с примечанием, что сходным путем происходило усложнение и дифференциация функций первичных пластов тела в процессе фалогенеза.

Эволюционная трактовка зародышевых листков прекрасно выражена следующими словами: „Киобласт и фагоцитобласт являются основными пластами тела и непосредственными органами только у личинок кишечнополостных и губок и у наиболее просто устроенных из гидроидов, вроде *Protohydra*. У всех остальных Emetozoa в силу концентрации функций и интеграции органов первичные пласты распаляются на ряд производных, которые сложным образом переплетаются между собой. В силу этого у высших Metazoa первичные пласты низводятся на степень зародышевых пластов; их больше нет, как таковых, у взрослого, но они сохраняются в виде первичных пластов зародыша, дающих начало определенным клеточным системам, тканям

и элементарным органам взрослого организма. Однако эти зародышевые пласты остаются гомологичными друг другу у всех Metazoa, повсюду, кроме взрослых губок, сохраняя одни и те же наборы характерных признаков взаимного положения и про- спективного значения” (Беклемишев, 1964а, т. 2, с. 17).

Однако многие биологи не понимают эволюционной сущности теории зародышевых листков и видят только ее внешнюю формальную сторону — „принцип топографии” и „принцип специфичности”. Кроме того, к настоящему времени накопилось довольно много фактов, которые на первый взгляд противостоят этим принципам (особенно специфичности), и нередко высказываются мнения, что теория зародышевых листков устарела и представляет лишь исторический интерес. Так, например, Хаджи (Hadži, 1958, 1963), принимающий происхождение Metazoa от многоядерных простейших путем целлюляризации, считает, что зародышевые листки возникли в результате эволюционного усовершенствования самого онтогенеза. По его представлениям, в синцитиальном теле первичного Метазоона сначала появились границы между листками, а потом между клетками в самих листках (сначала в коже, затем в кишке и позднее всего в промежуточном слое — мезодерме). У Книдарий и Гребневиков, которые якобы произошли от Турбеллярий, промежуточный слой (мезохил) подвергся вторичной редукции.

Биологи, не признающие существования рекапитуляций (Bees, 1954; Bonik et al., 1978, и др.), отрицают и гомологию зародышевых листков. Пастельс (Pasteels, 1937, 1940, 1980) полагает, что зародышевые листки — просто временные „маневренные” образования, не имеющие никакого морфологического и филогенетического зна-

Мамкаев (1991) придает большое значение рано появляющимся функциональным различиям между зародышевыми листками и, в частности, тому, что энтодермальные клетки нередко содержат довольно много желтка, продукты переработки которого они передают другим клеткам зародыша. Он полагает, что зародышевые листки не рекапитулируют какие-то филогенетические процессы, а возникли из-за необходимости раннего деления клеток на „питающие” и „питаемые”. Однако необходимость такого деления весьма сомнительна, так как у примитивных Metazoa яйца обычно относятся к изolecитальному типу и все клетки зародыша в равной мере обеспечены питательными материалами, а неравномерность распределения желтка в яйце, а затем и в разных blastomeres возникла на более поздних стадиях эволюции онтогенеза. Далее Мамкаев высказывает мысль, что сам процесс перемещения энтодермальных клеток внутрь зародыша (т. е. гастрюляция) создает оптимальные условия для осуществления ими трофической функции, но не приводит никаких аргументов для ее подтверждения.

Короткова (1979, 1991) считает, что половое размножение и присущие ему формы индивидуального развития возникли в разных группах животных независимо, — соответственно не может быть речи и о гомологии зародышевых листков. По мнению Мишчева (1991), у первичных Metazoa зародышевых листков еще не было, а имелись некие „бластемы” (четкого определения этого термина он не дает); такое „догастрюляционное состояние” все еще сохраняется у современных Турбеллярий: настоящие зародышевые листки образовались в разных группах независимо и потому не гомологичны. Как реакция на скептические суждения относительно зародышевых листков появились статьи, направленные на реабилитацию теории зародышевых листков, в которых показана несостоятельность большей части критических замечаний (Светлов, 1963; Беклемишев, 1964а; Иванова-Казас, Кнорре, 1966; Stewing, 1969; Бигот, 1979b; Кнорре, 1980а, 1980б, 1980в, и др.). Так, Светлов совершенно справедливо указывает, что только теория зародышевых листков „...создала сравнительную эмбриологию как науку... без этой теории сравнительная эмбриология превращается в хаос фактов, не имеющих связи друг с другом, а вместе с ней разделяет ее судьбу и вся сравнительная морфология животных” (Светлов, 1963, с. 22).

Замечания частного характера, направленные против теории зародышевых листков, будут рассмотрены ниже по ходу изложения фактических материалов, касающихся зародышевых листков. Здесь же я коснусь только того, какое содержание следует, на мой взгляд, вкладывать в понятие специфичности листков. Часто эту специфичность трактуют очень узко как необратимую детерминированность зародышевых листков, проспективные потенции которых якобы не должны превышать их проспективного значения (иначе говоря, предполагается, что в экспериментальных и иных нарушенных условиях из зародышевых листков должны развиваться только те зачатки, которые развиваются из них в норме). Но такая жесткая специфичность зародышевых листков не вытекает из их природы. Существование зародышевых листков обусловлено рекапитуляцией, т. е. сохранением в генетически обусловленной программе развития современных животных мало измененных отрезков онтогенеза, унаследованных от их отдаленных предков. Нормальная реализация программы развития зависит также от многих внешних и внутренних факторов, причем особенно большое значение имеют морфогенетические корреляции, т. е. взаимодействия между зачатками. Нарушение этих корреляций, естественно, вызывает изменение судьбы тех или иных комплексов эмбриональных клеток. Совсем иные морфогенетические корреляции вступают в действие при регенерации и бесполом размножении у взрослых животных, не говоря уже о том, что ткани взрослых животных вовсе не обязательно должны обладать точно такими же морфогенетическими потенциями, как зародышевые листки, из которых они развились во время эмбрионального развития. Следует помнить, что зародышевые листки — образования, характерные для развития при половом размножении, а у взрослых животных их уже нет. Кроме того, очень вероятно, что у первичных Многоклеточных животных дифференциация кинобласта и фагоцитобласта имела лабильный характер и соответственно специфичность зародышевых листков не была очень строгой. Лишь в процессе последующей эволюции специфичность зародышевых листков приобрела более жесткие формы, почему, например, у Позвоночных происхождение от определенного зародышевого листка определяет свойства тканей взрослых животных. Тем не менее и в этом случае возможен меторизис — т. е. такое вторичное изменение хода развития, при котором сдвигается граница между зародышевыми листками и один листок подменяется другим (см.: Кнорре, 1980б).

Итак, говоря о теории зародышевых листков (как и о других биологических обобщениях), нельзя довольствоваться теми представлениями, которые были сформулированы более 100 лет назад. Такое „консервирование” этой теории действительно делает ее достоянием истории и не способствует прогрессу науки. Для создания современной теории зародышевых листков ее основные положения должны теоретически переосмысливаться на основе продолжающих накапливаться новых фактических материалов.

Несколько слов следует сказать и о терминологии. Процесс обособления зародышевых листков, обычно сопровождающийся более или менее значительными перемещениями клеток, носит название гаструляции. В это время происходят изменения не только топографические, но и физиологические, важнейшее из которых состоит в том, что „клеточный материал различных презумптивных областей бластулы вступает в новую систему взаимодействий, детерминационных взаимовлияний, что приводит к появлению новых эмбриональных зачатков и усложнению всей организации зародыша” (Кнорре, 1980а, с. 46).

Некоторые авторы, имеющие дело преимущественно с низшими Беспозвоночными, называют гаструляцией только образование двуслойного зародыша, состоящего из двух „первичных” зародышевых листков — экто- и энтодермы. Авторы, описывающие развитие более высоко организованных животных, включают в гаструляцию также образование мезодермы и даже некоторых органов, например хорды и нервной

трубки (эта терминологическая путаница подробно разбирается Кнорре (1980а)).

Пастелс, Саккарао (Pasteels, 1940; Sacarrão, 1952) и другие авторы, не придающие зародышевым листкам филогенетического значения, полагают, что единственной сравнимой у всех животных стадией является только результат гаструляции. По мнению Зейделя (Seidel, 1960b), зародышевые листки представляют собой лишь первый этап на пути дифференциации клеточного материала, а их эволюционное происхождение находится в области гипотез; Зейдель считает, что следует отказаться от поисков стадий, общих для всех Metazoa, большее значение он придает стадиям, на которых происходит формирование характерного для каждой группы животных основного плана строения (Körpergrundgestalt). Но поскольку окончательный план строения у разных животных имеет существенные различия, эти идеи ослабляют представление о единстве животного царства и возвращают нас к теории типов. Взгляды Зейделя были модифицированы Фиорони (Fioroni, 1987), который считал возможным включить формирование основного плана строения в понятие гаструляции. Неприемлемость такого понимания гаструляции становится очевидной, если вспомнить, что у многих животных между образованием зародышевых листков и формированием окончательного плана строения вклинивается еще период личиночной жизни и связанная с метаморфозом реконструкция тела.

Некоторые современные авторы (например, Ballard, 1984) дают определение гаструляции, вообще не упоминая зародышевые листки, — как совокупность процессов, протекающих после дробления, благодаря которым клетки, образующие различные органы, попадают на те места, где эти органы должны сформироваться. Но такое определение гаструляции оставляет непонятным, зачем нужны составляющие ее содержание, подчас довольно сложные перемещения клеток и почему органы не развиваются из тех клеток, которые с самого начала занимают подходящее место.

Противоречивость приведенных суждений о значении зародышевых листков и гаструляции обусловлена вторичными изменениями в ходе развития, которые не могут быть поняты с чисто формальной антиэволюционной точки зрения. В последующем изложении гаструляцией будет называться только образование зародышевых листков — двух у Diploblastica и трех у Triploblastica.

Чаще всего гаструляция начинается с образования 2 клеточных пластов, которые первоначально называли верхним и нижним — эпибластом и гипобластом. Так, характеризуя индивидуальное развитие животных, Гексли (Huxley, 1874) пишет, что клетки зародыша разделяются на эпибласт, который образует его наружную стенку, и гипобласт, выстилающий внутреннюю полость; эти пласты соответствуют эктодерме (эпидермису) и энтодерме (кишечному эпителию) взрослого животного. Лишь позднее зародышевые листки по аналогии с пластами тела взрослых Кишечнополостных стали называться экто- и энтодермой. Однако эти названия вполне применимы только к Двуслойным животным, а у Трехслойных внутренний слой обычно имеет смешанную природу и позднее разделяется на энтодерму и мезодерму, а иногда мезодерма выделяется также из состава наружного листка. Поэтому, называя 2 первичных листка зародышей Triploblastica экто- и энтодермой, мы допускаем неточность. В настоящее время в более сложных случаях снова стали употребляться термины „эпибласт” и „гипобласт”, но уже в несколько ином смысле, — чтобы подчеркнуть только топографические отношения между ними, не касаясь их проспективного значения (французские авторы в том же смысле пользуются терминами „эктофилл” и „эндофилл”). Следовательно, эпибласт и гипобласт являются синонимами экто- и энтодермы (кинобласта и фагоцитобласта) только у низших Metazoa, а у высших их значение часто бывает сильно изменено. Так, у большинства Позвоночных в состав гипобласта оказались включенными зачатки таких органов, которые исторически возникли путем дифференциации фагоцитобласта и соответственно имеют энтодермальную или мезодермальную природу.

Таким образом, разделение клеточного материала на эпибласт и гипобласт представляет у *Triploblastica* лишь 1-ю фазу гастрюляции, а окончательная сегрегация листков — ее 2-ю фазу, и в развитии этих животных следует различать стадии ранней (двухслойной) и более поздней (трехслойной) гастрюлы.

Формирование зародышевых листков и их производных в разных группах животных

Cnidaria

Основу организации Книдарий составляют два эпителиальных пласта, которые раньше называли экто- и энтодермой, а теперь (чтобы не путать с зародышевыми листками) чаще называют эпидермой и гастродермой. Но между этими пластами содержится прослойка мезоглеи, достигающая иногда значительной толщины, в которой тоже содержатся разрозненные клетки.

Хотя Книдарии относятся к числу наиболее примитивных *Metazoa*, у них уже представлены почти все основные способы формирования двухслойного зародыша, описанные в классическом труде Мечникова (1886). У метабентических *Hydrozoa*, выметывающих половые продукты в воду (т. е. у форм с примитивной биологией развития), дробление завершается образованием жгутиконосной целобластулы

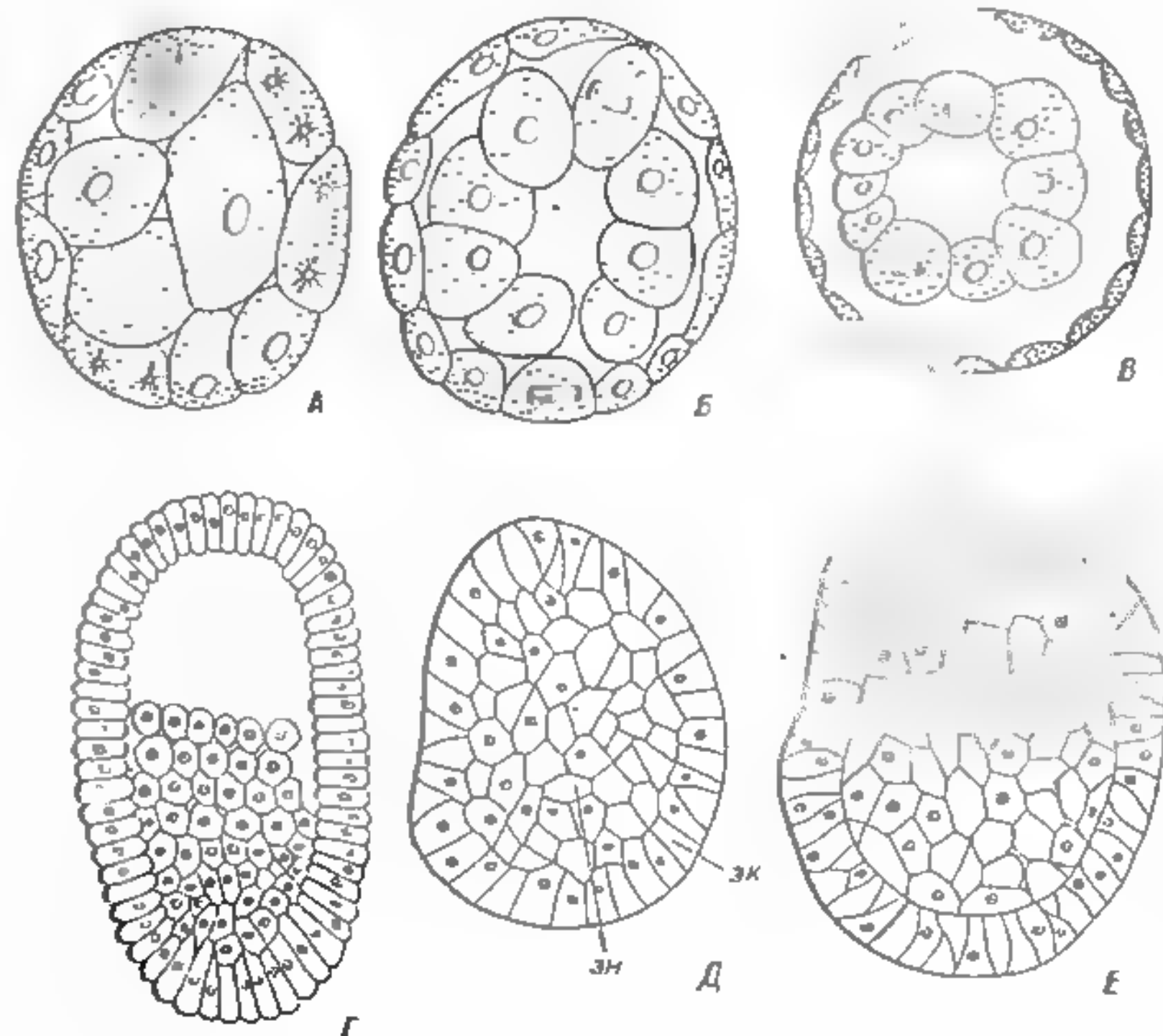


Рис. 61. Варианты гастрюляции у *Hydrozoa*.

А, Б и В — клеточная деламинация у *Liriope* (по: Мечников, 1886); Г — униполярная иммиграция у *Stomatopoda* (по: Kittenhouse, 1910); Д и Е — морульная деламинация у *Clava* (по: Kühn, 1914). эк — эктодерма, эн — энтодерма.

(бластулообразной личинки), из стенок которой начинается выселение клеток внутрь. Эти клетки утрачивают жгутики, приобретают округлую или амебондую форму и заполняют бластоцель. В результате возникает новая личиночная форма — паренхимула, состоящая из наружного эпителиального слоя эктодермы и внутренней аморфной массы энтодермальных клеток. Если выселение клеток происходит из любой части стенки бластулы, этот процесс называется мультиполярной (правильнее — аполярной) иммиграцией, если же он сосредоточен на заднем (вегетативном) полюсе личинки, это униполярная иммиграция (см. рис. 60; 61). Затем путем расхождения клеток, а иногда также в результате частичной их резорбции в энтодерме появляется поость — гастрощель, и происходит эпителизация энтодермы; с этого момента личинка называется планулой. Ротовое отверстие прорывается значительно позднее — после прикрепления личинки на ее заднем конце.

Наряду с иммиграцией у *Hydrozoa* встречаются и другие типы гастрюляции. В случае смешанной деламинации энтодерма образуется не только путем выселения клеток из бластодермы, но также путем деления некоторых клеток в тангентальном направлении. Если четкое разделение зародышевых листков задерживается, получается морула, в которой затем происходит расслоение на экто- и энтодерму (процесс морульной деламинации, — см. рис. 60, 3; 61, Д, Е). Поэтому морулу Книдарий можно рассматривать как подготовительную стадию гастрюляции, результат ускоренного развития.

К морульной деламинации близка синцитиальная деламинация, которая наблюдается в тех случаях, когда во время дробления клеточные границы исчезают. У *Eudendrium racemosum* в получившемся таким образом синцитии сперва происходит отделение поверхностного слоя от внутреннего, а потом появляются клеточные границы (Mergner, 1957). В очень редких случаях гастрюляция происходит путем клеточной деламинации, т. е. исключительно путем тангентальных делений клеток бластодермы (например, у *Liriope* и *Geryonia*, — рис. 61, А–В).

У *Scyphozoa* и *Anthozoa* появляется и становится преобладающей новая форма гастрюляции — инвагинация (или эмболия).

В этом случае вегетативная часть стенки бластулы впячивается внутрь, не утрачивая эпителиального строения (см. рис. 14, 3; 60, М). Инвагинация является самой совершенной формой гастрюляции, так как при ней сразу образуется гастрощель и первичный рот (бластопор), который становится затем дефинитивным ротовым отверстием. Иногда инвагинации предшествует иммиграция некоторого количества клеток с вегетативного полюса. Другую переходную форму гастрюляции между униполярной иммиграцией и инвагинацией представляет плотное полярное вращение, при котором на вегетативном полюсе происходит погружение внутрь плотной массы клеток.

Иногда (например, у *Halictystys*, — рис. 62) у Книдарий встречается эпимболия, которая состоит в том, что вегетативные клетки остаются пассивными, а анимальные клетки распространяются по их поверхности в вегетативном направлении. Эпимболия наблюдается в том случае, если в результате дробления образуется лишенная бластоцели стерробластула, или при чрезмерной загрузке вегетативных клеток желтком.

Сравнивая различные способы гастрюляции у Книдарий, можно отметить, что при униполярной иммиграции бластопору соответствует место, из которого происходит выселение клеток, а при эпимболии — место, на котором завершается обрастание вегетативных клеток анимальными. Впоследствии на этом месте прорывается рот. Но при мультиполярной иммиграции и разных формах деламинации бластопор не выражен.

Разнообразие описанных выше типов гастрюляции в значительной степени зависит от строения предшествующей стадии развития — бластулы, но обусловлено также и эволюционными причинами. Как уже упоминалось, Геккель самым примитивным

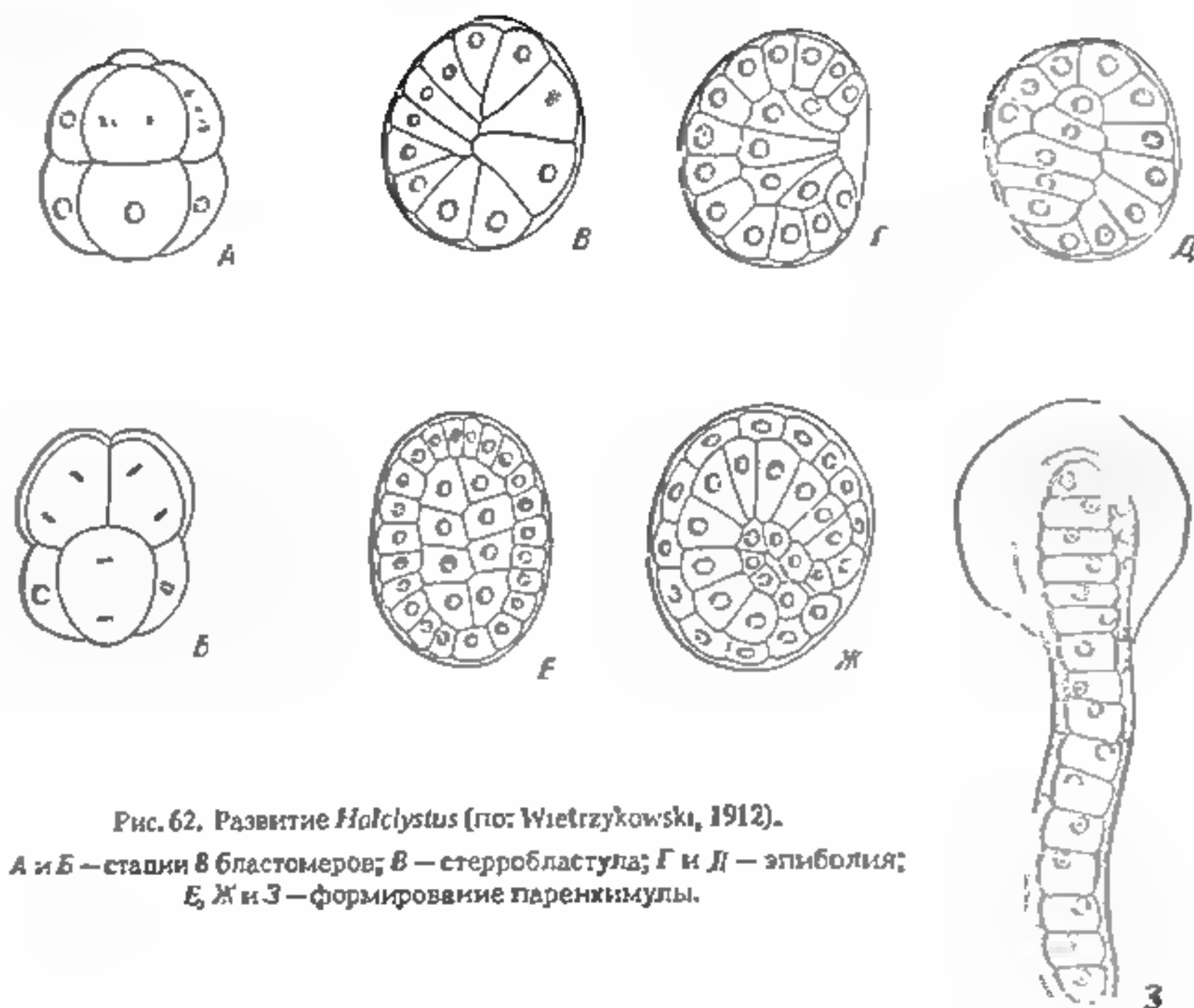


Рис. 62. Развитие *Holcystus* (по: Wietrzykowski, 1912).

А и Б — стадии 8 бластомеров; В — стерробластула; Г и Д — эпиболия;
Е, Ж и З — формирование паренхимы.

способом гастрюляции считал инвагинацию (эту точку зрения разделяют и многие современные эмбриологи — Siewing, 1969; Ficogni, 1979a; Wegner, 1980, и др.) и на этом построил свою теорию гастрек. Инвагинация действительно является самой простой, но отнюдь не самой примитивной, а вторично усовершенствованной формой гастрюляции. По Мечникову, примитивной является смешанная деламинация, из которой легко вывести другие формы деламинации, мультиполярную иммиграцию и полярные типы гастрюляции. Но так как, по идее Мечникова, фагоцитобласт образовался в результате миграции клеток кинобласта внутрь, логичнее было бы считать самой примитивной мультиполярную иммиграцию (рис. 63). Поскольку blastopore является фактически зачатком ротового отверстия, то одной из причин появления полярных форм гастрюляции могло послужить более раннее обособление этого зачатка.

Своеобразное положение с зародышевыми листками наблюдается у *Polypodium hydriiforme*, систематическое положение которого остается не вполне ясным. Все свое развитие от яйца до полипа *Polypodium* проходит внутри ооцитов Осетровых рыб (как происходит заражение — неизвестно). Зародыш сначала имеет форму морулообразной кучки клеток, часть которых идет на построение сницитальной обочочки, выполняющей, по-видимому, трофическую функцию. Затем зародыш переходит в планулообразную стадию с инвертированным расположением зародышевых листков — эктодерма находится внутри, а энтодерма снаружи. По предположению Райковой (1964), зародышевые листки с самого начала образуются в таком положении. Затем планула вытягивается и превращается в столон, на котором образуется несколько десятков вздутий — почек полипов (рис. 64). К этому времени обочочка исчезает и трофическая функция переходит к энтодерме. Перед нерестом столон разрывается, получающиеся полипы выворачиваются и зародышевые листки занимают нормальное

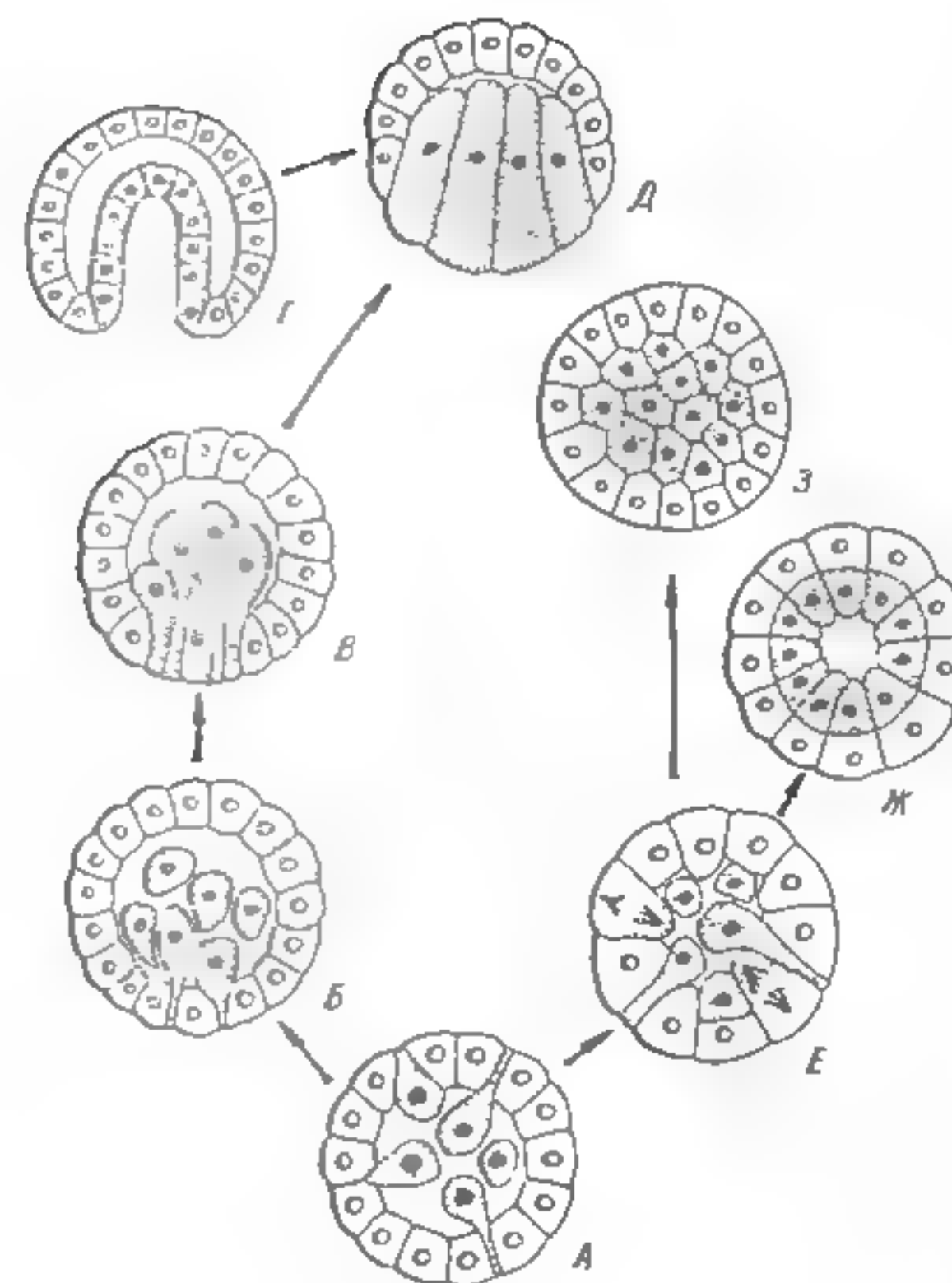


Рис. 63. Эволюция гастрюляции у низших Metazoa (схема).

А — мультиполярная иммиграция, Б — униполярная иммиграция, В — плотное нарастание, Г — инвагинация, Д — эпиболия, Е — смешанная деламинация, Ж — клеточная деламинация, З — морульная деламинация. Энтодерма отмечена пунктиром.

положение. После икреметания полипы выходят из икринок. Временная инверсия зародышевых листков у *Polypodium* является адаптацией к эндопаразитизму, так как облегчает контакт энтодермы с питательным окружением зародыша.

После прикрепления планулы эктодерма становится эпидермой, а энтодерма — гастродермой. В этих эпителиальных пластах содержатся довольно разнообразные клеточные элементы; у Hydrozoa их основу составляют эпителиально-мышечные клетки, а у Scyphozoa и Anthozoa мышечные клетки лежат свободно в мезоглее. Гиподерма выделяет на своей поверхности органический или известковый (у Мадрепоровых кораллов) скелет. У Anthozoa за счет эктодермы образуется также глотка. Гастродерма составляет выстилку гастральной полости. У многих Гидроидных полипов клетки заходящей в щупальцы энтодермы располагаются одним рядом, сильно вакуолизируются и образуют хордоподобную опорную ткань. Свободные клетки мезоглии (мезенхима) выделяют у *Octocorallia* внутренний скелет. Считается, что эти клетки выделяются из эктодермы, но Тардент (Tardent, 1978) полагает, что они могут происходить от обоих листков. Мезенхима и мышечные клетки Сцифозоев и Кораллов соответствуют в сущности мезодерме Трехслойных животных, но не считаются зародышевым

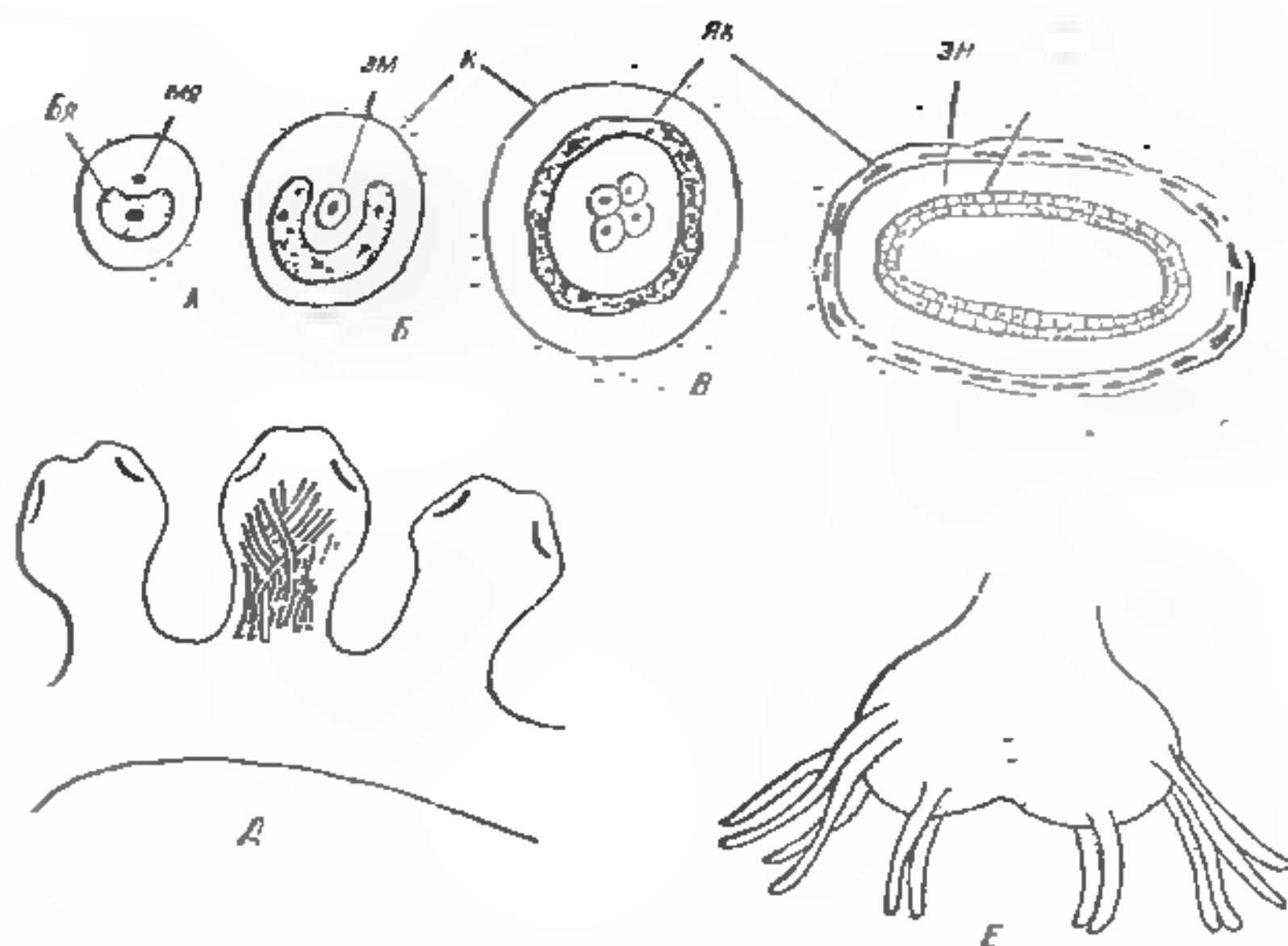


Рис. 64. Развитие *Polypodium hydriforme* (А—Г по: Райкова, 1987; Д и Е по: Липин, 1911).

А — исходная двухклеточная стадия развития, Б — обособление маленькой эмбриональной клетки, В — стадия 4 бластомеров, Г — планулообразная стадия, Д — образование почек на столоне, Е — свободный полип. бЯ — большое ядро, к — капсула, мЯ — маленькое ядро, эк — эктодерма, эм — эмбриональная клетка, эн — энтодерма, як — ядро клетки капсулы и его дериваты.

лишком потому, что появляются не у зародыша, а на более поздних стадиях развития.

Особого внимания заслуживают интерстициальные клетки (i-клетки), играющие важную роль в жизни *Hydrozoa*. Эти клетки появляются на стадии планулы или даже паренхимы в энтодерме (Weiler-Stolt, 1960; Van de Vyter, 1967; Summer, Haynes, 1969; Полтева, Айзенштадт, 1980), но позднее локализируются в эпидерме, образуя скопления возле базальной мембраны. Это мелкие клетки с крупным пузыревидным ядром, хорошо выраженным ядрышком и базофильной цитоплазмой, способные быстро размножаться. У *Hydra* (по: Внен, Roniers-Decoen, 1951) и *Eleutheria* (по: Weiler-Stolt, 1960) и во многих других случаях отмечено, что i-клетки в особенно больших количествах скапливаются на месте формирования почек. Поэтому возникло представление, что i-клетки являются резервными омнипотентными элементами, способными превращаться в клетки любого типа, и чуть ли не единственной клеточной формой, сохраняющей способность делиться, а потому и единственным источником клеточного материала при почковании и регенерации (Weiler-Stolt, 1960). Другие авторы приписывали i-клеткам не столь значительную роль и считают их лишь источником образования стрекательных и половых клеток (Капанев, 1930; Diehl, 1973). Обсуждение этой проблемы продолжалось несколько десятилетий, неоднократно предпринимались попытки и экспериментального решения вопроса. Повышенная чувствительность i-клеток к рентгеновскому облучению и к некоторым химическим агентам дает возможность их избирательного уничтожения без значительного повреждения других тканей, что было использовано в экспериментах. Наиболее успешными оказались опыты

Маркума и Кемпбелла (Marcus, Campbell, 1978), которые уничтожали i-клетки у Гидры колхицином. Таким путем были получены животные, состоящие только из эпителиально-мускульных клеток, а нервные, стрекательные, железистые и половые клетки у них отсутствовали. Такие гидры были малоподвижными и не могли самостоятельно обнаруживать и схватывать добычу, т. е. питаться. Поэтому их удалось культивировать на протяжении 18 мес только с помощью искусственного питания. Но эти гидры росли, почковались и были способны к регенерации. Эпителиально-мускульные клетки эпидермы и гастродермы Гидры представляют самовоспроизводящуюся популяцию и способны делиться, но они не могут превращаться в клетки иного типа. Почки образуются путем выпячивания обеих эпителиальных слоев тела, но для развития из них жизнеспособных индивидов необходимо присутствие i-клеток, за счет которых образуются некоторые жизненно важные категории клеток.

Впрочем, вопрос о роли i-клеток нельзя считать окончательно решенным. После полной элиминации этих клеток воздействием колхицина на планулы *Pennaria tiarata* дифференциация железистых и нейросенсорных клеток все-таки происходит, хотя такие планулы не способны к метаморфозу (Martin, Thomas, 1981).

Помимо *Hydrozoa* i-клетки имеются также у *Tripedalia cynomorpha* (Scyphozoa, отряд Cnidae), но они образуются только во время превращения полипа в медузу из эпителиально-мускульных клеток (Laska-Mehner, 1985).

Что представляют собой i-клетки с точки зрения теории зародышевых листков? Поскольку они начинают выполнять свою специфическую функцию генераторов специализированных клеточных типов у вполне сформированных полипов и медуз, т. е. на стадиях, когда организм состоит не из эмбриональных зачатков, а из функционирующих тканей, можно считать, что прямого отношения к зародышевым листкам i-клетки не имеют.

Porifera

Из всех Многоклеточных животных Губки отличаются самым низким уровнем интеграции, многие из них образуют колонии, в которых индивидуальность отдельных зооидов выражена неясно.

Тело Губок покрыто снаружи дермальным слоем (пинакодермой), состоящим из сильно уплощенных клеток — пинакоцитов. Оно пронизано системой полостей и каналов, часть которых тоже выстлана пинакоцитами, а другая часть образована хоано-дермой, состоящей из хоаноцитов. Между пинако- и хоано-дермой находится паренхима, содержащая клеточные элементы разных типов, но мышечных и нервных клеток у Губок нет. Жгутики хоаноцитов создают проходящий через систему каналов ток воды, из которой улавливаются пищевые частицы; у Известковых губок хоаноциты сами их переваривают, а у Демоспонгий они передают их клеткам паренхимы, которые осуществляют пищеварение. Таким образом, хоано-дерма функционально близка к кишечному эпителию.

Вопрос о существовании у Губок настоящих органов и тканей остается спорным. Короткова (1981, 1988) на основании своих многолетних экспериментов пришла к выводу, что у Губок имеются очень примитивные ткани, еще лишенные своего камбия; поэтому при различных морфогенетических процессах и при происходящей периодически глубокой физиологической реконструкции возможна трансформация одних клеток и тканей в другие. У многих *Demospongia* археоциты способны превращаться в хоаноциты, пинакоциты и склероциты, у Известковых губок такими же широкими потенциями обладают хоаноциты.

Проблема зародышевых листков у Губок сильно усложнена из-за своеобразных особенностей их метаморфоза. Многие авторы считают, что в это время происходит

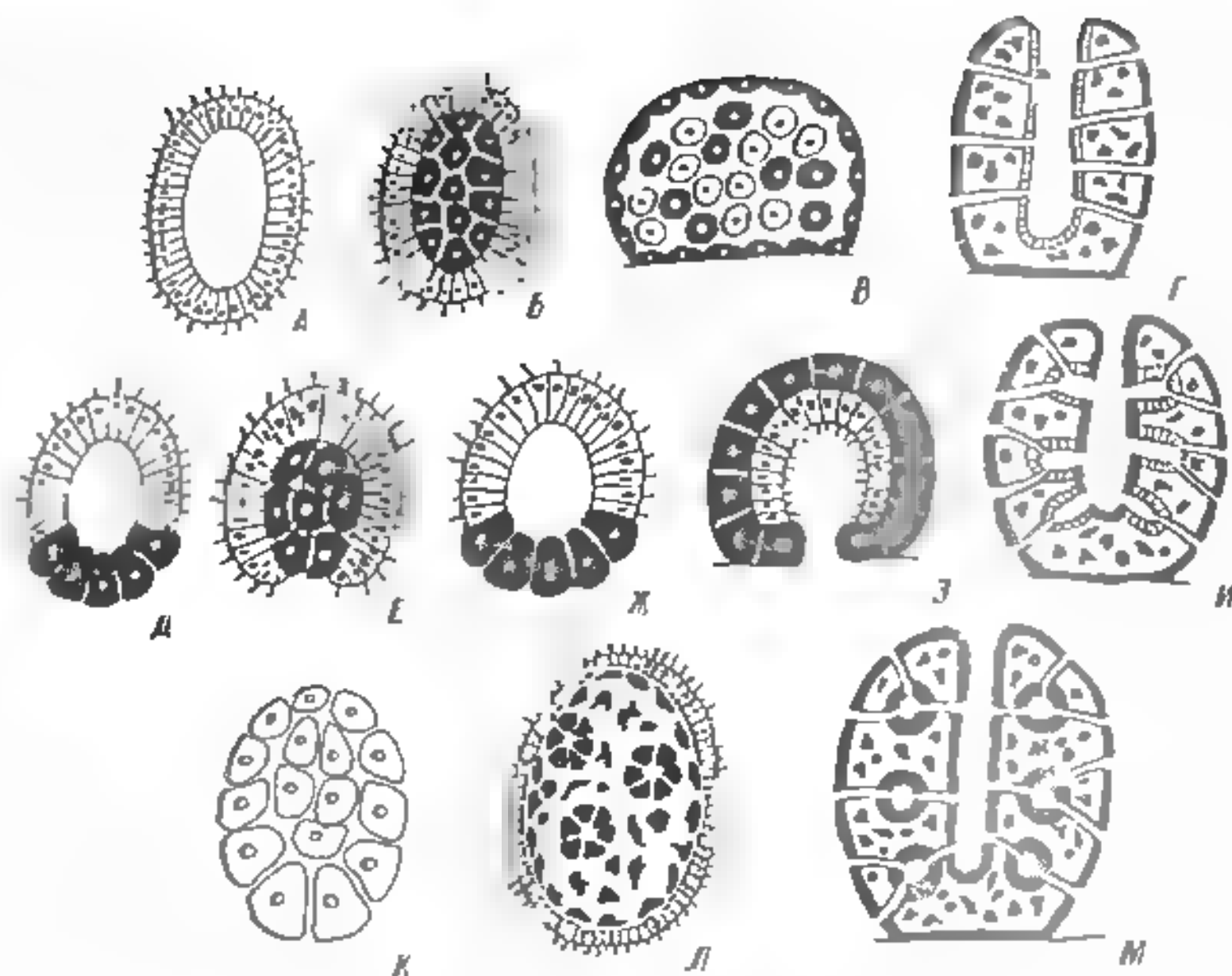


Рис. 65. Три типа развития Губок (схема).

Тип *Clathrina*: А — бластулообразная личинка, Б — паренхимула, В и Г — метаморфоз с извращением листков; тип *Sycon*: Д — амфибластула, Е — гастрюла, Ж — амфибластула, З и И — метаморфоз; тип *Spongia*: К — морула, Л — паренхимула, М — взрослая губка (производных эктодермы нет). Энтодерма и ее производные зачернены.

извращение зародышевых листков, другие это отрицают. Явления, трактуемые как извращение листков, яснее всего выражены у асconoидных Известковых губок (*Calcarea*, *Homocoela*). Так, у *Clathrina* сначала формируется очень просто устроенная бластулообразная личинка, на заднем конце которой иногда имеются одна или несколько округлых клеток без жгутиков. Затем происходит гастрюляция типа мульти- или униполярной иммиграции. Этот процесс завершается образованием паренхимулы (рис. 65, А, Б), в которой, как и у одноименной личинки Книдарий, различается поверхностный слой жгутиковых клеток (эктодерма) и внутренняя клеточная масса (энтодерма). После прикрепления личинки происходит метаморфоз, который состоит в том, что значительная часть внутренних клеток протискивается между жгутиковыми клетками и образует поверх них дермальный эпителий, а оказавшиеся внутри жгутиковые клетки дедифференцируются (утрачивают жгутики и округляются) и перемещаются с оставшимися внутри энтодермальными клетками. Потом они образуют скопления, из которых развивается парагастральная полость, и превращаются в хоаноциты (Minchin, 1900) (рис. 65, В, Г). Таким образом, в процессе метаморфоза жгутиковый эпителий личинки, который по всем признакам соответствует эктодерме, оказывается внутри и дает хоанодерму, а за счет внутренних клеток личинки (энтодермы) развиваются покровный эпителий и клетки паренхимы.

У других асconoидных (*Leucosolenia*) и сикconoидных (*Sycon*) Известковых губок развивается личинка, называемая амфибластулой. Передняя половина этой личинки состоит из узких жгутиковых клеток, а задняя — из округлых клеток с зернистой цитоплазмой (см. рис. 12; 65, Д). По аналогии с личинками других животных естественно предположить, что передняя половина амфибластулы соответствует

эктодерме, а задняя — энтодерме. Еще во время пребывания зародыша в паренхиме материнской губки крупные зернистые клетки погружаются в бластоцель, что напоминает процесс инвагинации или плотного вставания, но потом они снова выходят наружу (рис. 65, Е, Ж). После короткого периода пелагической жизни личинка опускается на дно и прикрепляется передним концом, причем жгутиковая половина втягивается внутрь и дает хоанодерму (рис. 65, З, И); но предварительно она распадается на отдельные клетки, которые так же, как у *Clathrina*, проходят стадию дедифференциации. Авторы, не признающие извращение зародышевых листков у Губок, втягивание жгутиковой половины амфибластулы считают настоящей гастрюляцией, а временное погружение зернистых клеток в бластоцель называют псевдогастрюляцией. Однако гораздо больше оснований считать, что происходящее при метаморфозе втягивание жгутикового полушария представляет собой начало дефинитивного морфогенеза. На энтодермальную природу зернистых клеток указывает также тот факт, что они принимают участие в питании зародыша (Vacelet, 1964).

Следует отметить, что развитие *Sycon* вообще сильно специализировано, это проявляется как в дроблении, так и в строении личинки. Как показали опыты Мааса (Maas, 1906), две половины амфибластулы сильно различаются по своим морфогенетическим потенциалам. При содержании этих личинок в морской воде, лишенной солей кальция, зернистые клетки опускаются на дно, а жгутиковые сохраняют связь друг с другом, некоторое время плавают, после чего погибают. Что же касается зернистых клеток, то если их поместить в нормальную воду, они склеиваются друг с другом и дают начало маленькой губке. Иными словами, зернистые клетки омиопотентны, а жгутиковые узко специализированы и могут дать только сходные с ними хоаноциты.

Развитие *Sycon* по сравнению с таковым *Clathrina* несомненно сильно видоизменено. Амфибластула, в которой уже преформированы области, соответствующие пластам тела взрослой губки, и уже имеются специализированные органы чувств, безусловно является специализированной личинкой. Тот факт, что „попытка гастрюляции“ не приводит к образованию двуслойной стадии (паренхимулы), можно рассматривать как проявление рационализации развития, устранения из него процесса, утратившего смысл (зачем энтодерме погружаться внутрь, если ей предстоит снова выйти на поверхность?).

Итак, у Известковых губок наблюдаются два варианта развития — с паренхимулой и с амфибластулой. Такие же два варианта представлены и у *Demospongia*. У *Oscarella* в результате дробления образуется морула, которая потом преобразуется в бластулообразную личинку, которую Бриан (Brien, 1973) тоже называет амфибластулой. Хотя все клетки этой личинки несут жгутики, в разных частях личинки они различаются по ряду признаков. Личинка имеет удлинненную форму; ее передняя половина состоит из узких высоких клеток, которые так тесно прилегают друг к другу, что их ядра располагаются на 6–7 уровнях; в задней половине личинки клетки располагаются не так плотно, их ядра образуют всего лишь два ряда. Кроме того, в субэкваториальной зоне ядра клеток содержат светопреломляющие лавочковидные включения. Метаморфоз *Oscarella* в общих чертах протекает так же, как у *Sycon*, прикрепление осуществляется клетками субэкваториальной зоны, которые, по мнению Бриана, образуют края blastopora.

Сходная амфибластула формируется и у *Plakina*, а у некоторых Демоспонгий (*Polymastia* и *Raspailia*) бластулообразная личинка состоит из однородных клеток, никаких процессов, напоминающих гастрюляцию, у них нет, после прикрепления личинка прямо превращается в губку. По мнению Бороженца (Borojević, 1970), развитие *Polymastia* и *Raspailia* больше похоже на формирование губки из геммулы, чем на метаморфоз. По-видимому, здесь мы имеем дело с крайним упрощением онтогенеза.

У большинства Демоспонгий обособление зародышевых листков происходит



Рис. 66. Паренхимула *Spongia* (по: Brien, 1967b).

а — амебоцит, жк — формирующиеся жгутиковые камеры, жэ — наружный жгутиковый эпителий, пк — пинакциты, с — спикула.

путем морульной денативации и приводит к формированию паренхимы (рис. 65, К–М). При этом тоже наблюдается тенденция к раннему началу гистологической дифференциации и во внутренней клеточной массе паренхимы обычно уже различаются разнообразные типы клеток (амебоциты, колленциты, склеробласты) и даже появляются первые спикулы. Часто (например, у *Muxilla* и *Achinea*) на задне-конные личинки вместо жгутикового эпителия находится слой пинакцитов.

У *Potamolepis stendellii* эти клеточные формы появляются еще на стадии морулы до образования жгутикового эпителия. Последний во время метаморфоза распадается на фрагменты и отдельные клетки, значительная часть которых уничтожается фагоцитами, а остальные передифференцируются в хоаноциты (Brien, 1973).

Завершающая стадия эволюции в этом направлении наблюдается у *Spongillidae*.

у *Spongia moori* (по: Brien, 1967a) жгутиковый эпителий паренхимы (т. е. эктодерма) превращается в провизорный, чисто личиночный орган; во время метаморфоза он уничтожается полностью, а все части взрослой губки, включая жгутиковые камеры, развиваются из внутренней клеточной массы (т. е. энтодермы, — рис. 66). В этом случае происходит не извращение зародышевых листков, а утрата одного из них. Развитие *Clathrina*, *Sycop* и *Spongia* схематически изображено на рис. 65.

Существует еще более упрощенный вариант развития. У *Tetilla* личиночной стадии нет, яйца выводятся из тела губки, сразу прикрепляются к субстрату и прорывают прямое развитие (Watanabe, 1978). У этих губок зародышевые листки не выражены ни в нормальном, ни в извращенном виде. Такую простоту развития можно рассматривать как результат его вторичного ускорения и „выпрямления” (т. е. рационализацию).

Особенности метаморфоза Губок были истолкованы Деляжем и Маасом (Delage, 1892, 1898; Maas, 1893, 1898) как извращение зародышевых листков. Поэтому Деляж противопоставляет Губок всем остальным Многоклеточным животным и называет их *Epantiozoa*, что означает „животные, вывернутые наизнанку”. Но такое понимание организации Губок очень трудно согласовать с представлениями о специфичности зародышевых листков. Это противоречие разные авторы пытаются разрешить (или обойти) разными путями. Так, например, Минчин (Minchin, 1900) объяснял „аномальное” развитие Губок тем, что они якобы произошли независимо от остальных *Metazoa*. Эту идею поддержали Хаджи (Hadži, 1963), Федотов (1966) и Серавин (1986).

Интересное решение проблемы зародышевых листков у Губок выдвинул Захваткин (1949). По мнению этого автора, образующиеся во время гастрюляции кинобласт и фагоцитобласт у разных животных имеют разное отношение к зародышевым листкам. У *Hydrozoa* кинобласт дает эктодерму, а фагоцитобласт — энтодерму, у *Porifera* наблюдаются обратные отношения, а у *Scyphozoa* и *Echinodermata* из кинобласта образуются эктодерма, энтодерма и мезоглея, а из фагоцитобласта — только мезенхима (по-видимому, он считает фагоцитобластом только те клетки, которые попадают внутрь путем иммиграции). Но даже и при таком понимании зародышевых листков получается, что у Губок кинобласт и фагоцитобласт резко изменили свои первоначальные функции — те самые, которые и лежат в основе дифференциации клеток на три пласта. Кроме того, из этих представлений вытекает, что зародышевые листки у разных животных не гомологичны.

К близким взглядам, но исходя из других соображений, приходит Короткова (1979). По ее мнению, в эволюции онтогенеза наблюдается „обязательность чередования агамного и гаметического способов репродукции на этапах исторического развития”, из чего следует, что „гомология зародышевых листков возможна только в пределах одного и того же типа организации” (с. 19). „Отсутствие полных гомологий в анатомической и тканевой организации губок и кишечнотелостных ставит под сомнение необходимость распространения понятий эктодерма и энтодерма (зародышевые листки) на эмбриогенез и дефинитивную организацию губок. По этой же причине, нам кажется, отпадает необходимость в постановке проблемы инверсии зародышевых листков...” (Короткова, 1979, с. 51). Как можно видеть, приведенные отрывки касаются не только Губок, но содержат в себе отрицание одного из основных положений теории зародышевых листков — их гомологии у всех Многоклеточных животных.

Иванов (1937), ссылаясь на лабильный характер дифференциации клеток у Губок, приходит к выводу, что у них еще нет ни настоящих тканей, ни настоящих зародышевых листков, поэтому вопрос об их извращении утрачивает всякий смысл. Миничев (1991) тоже считает, что пласты тела Губок не имеют никакого отношения к зародышевым листкам. Близкие представления развивает Бороевич (Borojević, 1969, 1970), который экспериментами по диссоциации личинок *Ascardia* и *Clathrina* на отдельные клетки установил, что на этой стадии развития все клетки эквивалентны, и счел

это достаточным для отрицания существования зародышевых листков у Губок. По его мнению, личиночный и постларвальный морфогенез сводится у Губок к дифференциации двух клеточных линий — линии жгутиковых клеток и линии амебоцитов, а их пространственные перемещения не имеют значения гастрюляции.

С другой стороны, Коршельт и Гейдер (Korschelt, Heider, 1936) и многие современные спонгиологи французской школы (Duboscq, Tuzet, 1937; Brien, Meewis, 1938; Lévi, 1963; Brien, 1967b, 1973; Tuzet, 1973; Fioroni, 1979b), защищая идею специфичности зародышевых листков, отрицают их извращение у Губок и стремятся доказать, что пласты тела взрослых Губок вполне гомологичны таковым Cnidaria и других Metazoa. Эти авторы считают, что процессы, приводящие к образованию двух четко разграниченных клеточных пластов у личинок Губок (иммиграция, деламинация, эпиполия), не являются гастрюляцией и что настоящие зародышевые листки образуются только после прикрепления личинки. Так, по мнению Леви (Lévi, 1963), гастрюляция включает в себя два процесса — достижение двуслойного состояния и образование гастральной полости. У Cnidaria эти процессы протекают одновременно, а у Губок они разделены, из-за чего гастрюляция завершается только во время метаморфоза. Поэтому Леви предлагает считать паренхимул Губок диплобластулой.

Фиорони (Fioroni, 1979b) полагает, что инвагинация жгутиковой половины у амфибластулы *Sycon* есть настоящая и самая примитивная для Губок гастрюляция. Жгутиковый эпителий паренхимул, по его мнению, есть энтодерма, которая благодаря наличию ресничек способствует плаванию и попадает на свое окончательное место после прикрепления, а у специализированных паренхимул *Spongyllidae* это „провизорная энтодерма“. Слабость этих рассуждений очевидна, так как провизорная энтодерма возникает только в тех случаях, когда возникает необходимость в приспособлениях, служащих для переработки желтка, т. е. в раннем начале выполнения энтодермой ее основной трофической функции; использование же энтодермы как локомоторного органа — явление беспрецедентное. Кроме того, из плавания амфибластулы жгутиковым полюсом вперед тоже следует, что это анимальный, т. е. эктодермальный, полюс. Лишь находясь в плену у представления о изначально жесткой специфичности зародышевых листков, можно не замечать, что до стадии личинки включительно развитие Губок и Книдарий протекает принципиально сходно, а существенные различия в их организации появляются только во время метаморфоза.

В настоящее время извращение зародышевых листков у Губок признают Беклемишев (1964a), Иванов (1968, 1971), Иванова-Казас (1975), Гуреева (1976) и др. В пользу этой точки зрения свидетельствует следующий аргумент. Пытаясь с эволюционной точки зрения осмыслить многообразные проявления какого-то биологического процесса, необходимо прежде всего выяснить, какой вариант можно считать первичным и вывести из него остальные варианты. Считать развитие с амфибластулой первичным и вывести из него развитие с паренхимулой не представляется возможным — если бластулообразная личинка способна прямо превратиться в губку, возникновение стадии паренхимулы означало бы ничем не оправданное усложнение процесса развития. Обратный эволюционный процесс выпадения из развития гастрюляции и стадии паренхимулы легко понять как результат упрощения (рационализации) онтогенеза. Из этого в свою очередь вытекает признание существования у Губок зародышевых листков (вопреки мнению П. И. Иванова), их гомология таковым у Cnidaria (вопреки Федотову, Коротковой и Серавину) и их извращение при метаморфозе (вопреки Коршельту и Гейдеру, Бривну и Тюзе).

Причины, вызвавшие извращение зародышевых листков у Губок, получили вполне убедительное функциональное объяснение. По предположению В. Н. Беклемишева (1964a), предки *Rogifera* были свободноплавающими животными и еще мало отличались от Фагоцителлы. После их перехода к прикрепленному образу жизни локомоторная функция кинобласта сменилась гидрокинетической, т. е. функцией создания тока

воды и привлечения вместе с ней пищевых частиц. Интенсификация этой функции привела к смещению кинобласта внутрь и образованию нового покровного эпителия за счет фагоцитобласта.

По всей вероятности, миграция кинобласта внутрь происходила постепенно (заключительные стадии этого исторического процесса представлены, возможно, у современных Губок тремя типами организации — аскона, сикона и лейкона), но в онтогенезе это совершается довольно быстро и сопровождается временным перемешиванием клеток, относящихся к разным зародышевым листкам (реаклитулируется суть процесса, а не его онтогенетический механизм).

Может возникнуть вопрос, почему у других животных (например, у Книдарий) сидячий образ жизни не вызвал таких глубоких изменений организации? Ответ на этот вопрос нужно искать в крайне низком уровне организации Губок. Кроме того, по предположению А. В. Навооза (1968), Губки перешли к сидячему образу жизни на гораздо более ранней стадии эволюции, чем Книдарии, еще до образования гастральной полости и ротового отверстия; да и сам механизм питания у Книдарий иной — путем заглатывания довольно крупной добычи, а не улавливания микроскопических пищевых частиц из омывающей или пронизывающей тело воды.

Следует заметить, что эти эволюционные изменения в организации Губок в действительности не так глубоки, как кажется на первый взгляд, и касаются главным образом топографии пластов тела, а не их функции. Гистологические изменения, которым подвергаются клетки эктодермы, не так уж значительны — эти клетки были и остаются жгутиковыми. Важную роль, которую они играют в питании Губок, легко понять с точки зрения теории Фагоцителлы. По идее И. И. Мечникова, у ранней Фагоцителлы поверхностные клетки не только улавливали пищевые частицы, но и переваривали их, временно принимая амебондную форму (нечто подобное наблюдается и у Известковых губок), а после более стойкого разделения элементов кинобласта и фагоцитобласта функция переваривания перешла к последним (как у Лемоспонгий).

Эволюцию зародышевых листков у Губок можно себе представить следующим образом. Онтогенетический механизм формирования кино- и фагоцитобласта выработался еще до того, как предки Губок перешли к сидячему образу жизни, но оба клеточных пласта еще сохраняли широкие потенции. Именно такие отношения наблюдаются у современных асконоидных Известковых губок, у которых сами листки и их извращение выражены яснее всего. Но в процессе дальнейшей эволюции морфогенетические потенции эктодермы стали сужаться: у *Sycon* эктодерма может дать только жгутиковые клетки личинки или взрослой губки, а у *Spongilla* она превратилась в провизорный орган, не участвующий в построении дефинитивного тела. У *Tetilla* из-за утраты личиночной стадии эктодермальный жгутиковый эпителий вовсе перестал развиваться и весь клеточный материал зародыша тратится на формирование дефинитивных тканей.

Зародышевые листки не оказывают никакого влияния на тканевую организацию взрослых Губок. Как сообщает Короткова (1981), в естественных и экспериментальных условиях система водоносных каналов часто подвергается реконструкции, причем стенки жгутиковых камер могут развиваться за счет ядрышковых амебоцитов (археоцитов). После экспериментальной диссоциации тела губки на изолированные клетки наблюдается трансформация одних клеточных типов в другие.

У Губок сильно развито бесполое размножение. В построении почек могут участвовать самые разнообразные клеточные элементы, но при некоторых специализированных формах почкования главную роль играют клетки одного или нескольких определенных типов. Так, например, внутренние почки — геммулы — формируются за счет археоцитов и клеток, содержащих большое количество запасных питательных веществ (трофоцитов).

Как уже упоминалось, у Гребневиков зародышевые листки обособляются еще в процессе строго детерминированного дробления. В результате трех первых делений образуется 8 клеток, от которых в течение последующих трех делений отщепляются три неполных октета микромеров, представляющих эктодерму. При 7-м митотическом цикле макромеры делятся равномерно, так что их число достигает 16, после чего от них отделяются 24 мезодермальных микромера. Перемещение клеток при гастрляции Гребневиков разделяется на три процесса: сначала происходит эпибolia — обрастание макромеров микромерами, а затем инвагинация — энтодермальная пластинка прогибается таким образом, что возникает гастральная полость, на дне которой оказываются мезодермальные микромеры; заключительная фаза гастрляции состоит в том, что мезодермальные клетки переходят из полости архентерона в мезоглею (см. рис. 19, Ж, З).

Из эктодермы у Гребневиков развиваются кожные покровы с меридиональными рядами гребных пластинок, аборальный орган чувств и глотка, из энтодермы — стенка гастральной полости, а из мезодермы — мускулатура щупалец и мезенхимные клетки. На месте blastopora образуется ротовое отверстие.

Многие зоологи относят Гребневиков к Diploblastica, но раннее обособление зачатка мускульной и мезенхимной ткани дает основание считать этот зачаток мезодермой и причислять Гребневиков к Triploblastica.

Способ обособления мезодермы у Гребневиков очень своеобразен — ничего подобного у других животных не встречается. По-видимому, мезодерма как особый зародышевый листок исторически возникла у Гребневиков независимо от таковой Bilateria, тем не менее она ей гомологична, так как в обоих случаях это периферический фагоцитобласт.

Взрослые Гребневики способны к различным восстановительным процессам, а некоторые из них (ползающие Platysteneia) даже и к бесполому размножению путем отделения небольших фрагментов тела, но специфичность зародышевых листков при этом, по-видимому, не нарушается (Талана, 1931).

Nemathelminthes

Тип Первичнополостных червей (Nemathelminthes) является, по-видимому, искусственным объединением разнородных групп (см.: Малахов, 1986а). Наибольший интерес представляют Нематоды и Гастротрихи, так как в отношении зародышевых листков они занимают такое же обособленное положение, как и в отношении дробления. Поэтому рассмотрение гастрляции у билатерально-симметричных Трехслойных животных (Bilateria) удобнее начать с них, чтобы больше к ним не возвращаться.

Из-за детерминированного характера дробления зародышевые листки у Нематод и Гастротрих в момент их обособления редуцированы до состояния небольших групп blastomeres. На стадии 8 blastomeres энтодерма уже представлена одной клеткой, мезодерма выделяется из blastoderm несколько позднее, после чего оставшиеся blastomeres становятся эктодермой. Так, у *Turbanella* полное разделение всех трех листков происходит на стадии 30 blastomeres (см. рис. 35, Ж). В это время на брюшной стороне зародыша располагаются одна позади другой две энтодермальные клетки, окруженные десятью мезодермальными. Сперва погружается внутрь энтодерма, затем из-за элибического обрастания эктодермой оказывается внутри и мезодерма. Blastopore имеет форму продольной щели, которая замыкается, начиная с заднего конца. Через его переднее отверстие уходит внутрь и некоторое количество эктодермальных клеток, образующих зачаток передней кишки (стомодеум). На заднем конце

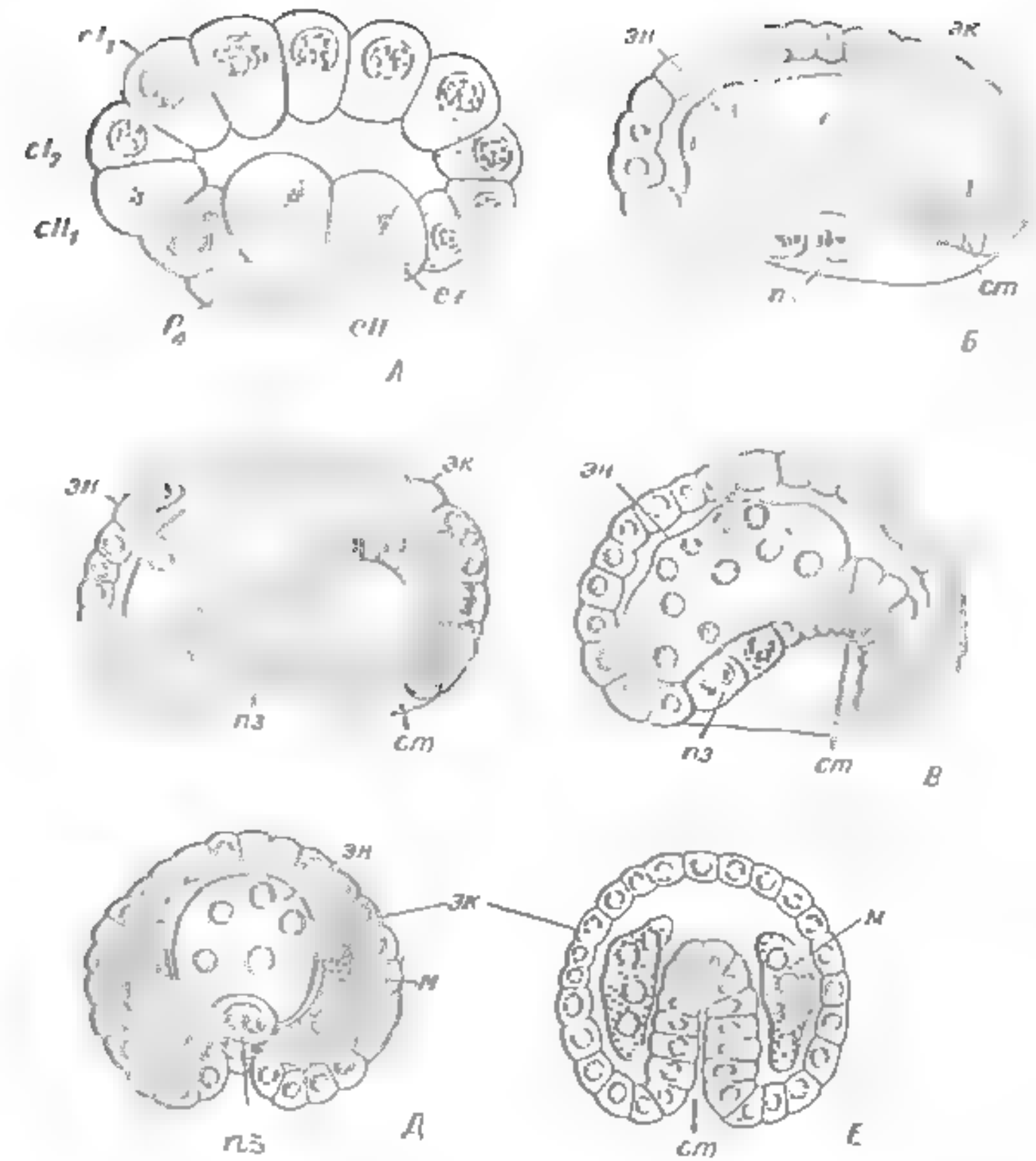


Рис. 67. Гастрляция у Аскариды (по: Boveri, 1899).

А-Г — последовательные стадии на сагитальном разрезе, Д и Е — два поперечных разреза через гастралу на уровне полового зачатка и стомодеума. м — мезодерма, пз — половой зачаток, ст — стомодеум, эк — эктоперма, эн — энтодерма.

зародыша из втягивания эктодермы образуется зачаток задней кишки (проктодеум, — Teuchert, 1968).

У примитивной Нематоды *Euphras brevis* обособившаяся на 8-клеточной стадии энтодермальная клетка сразу начинает погружаться в blastocoel. На ее месте остается округлая ямка, которая затем вытягивается в форме продольной щели (см. рис. 31, 3-К); этот процесс протекает довольно медленно, так что количество составляющих зародыш клеток успевает значительно увеличиться. Еще позднее blastopore замыкается в средней части и разделяется на два отверстия, на месте которых образуются рот и анус. Предполагается, что мезодерма образуется из клеток, которые уходят внутрь через боковые края blastopore (Малахов, Акимович, 1976).

У Лошадиной аскариды гастрляция начинается на стадии 31 клетки. В это время энтодерма представлена четырьмя клетками, впереди от нее лежат две клетки будущего стомодеума, по бокам — две мезодермальные клетки, а сзади — половой зачаток (см. рис. 30). Процесс гастрляции можно охарактеризовать как погружение внутрь плотного комплекса клеток. Первой уходит внутрь энтодерма, затем мезодерма, последним — половой зачаток. За счет деления двух клеток стомодеума образуется клеточная пластинка, лежащая у переднего края blastopore; после замыкания

последнего эта пластинка образует впячивание, из которого развивается передняя кишка (рис. 67). Предполагается, что позднее к мезодерме присоединяется часть клеток, получающихся при делении бластомеров C и D (Müller, 1903). Анаус возникает как новообразование.

Сведения о гастрюляции у Коловраток довольно противоречивы (см.: Иванова-Казас, 1975). Наиболее ясное описание дано Лехнером (Lechner, 1966): у *Asplanchna* сначала происходит эпиблическое обрастание головного зачатка (который, по Лехнеру, представляет мезодерму), потом погружается энтодерма, после чего на том же месте образуется стомодеум.

У Скребней в связи с их эндопаразитическим образом жизни кишечник полностью редуцировался, даже во время эмбрионального развития его зачаток (энтодерма) не образуется. В конце дробления зародыш представляет собой синцитий, из которого выделяются зачатки различных органов. Но Мейер (Meier, 1928) считает гастрюляцией перемещение внутрь части вегетативных ядер, которые потом входят в состав половой системы и лигамента.

Plathelminthes

По степени выраженности зародышевых листков Плоские черви представляют очень пеструю группу. Даже в пределах одного класса Turbellaria существуют значительные вариации. Анализ ранних стадий развития дан Рейзингером с соавт. (Reisinger et al., 1974, 1976) и Томас (Thomas, 1986), однако не со всеми их положениями можно согласиться. Так, Томас считает тип развития Polycladida исходным для всех Турбеллярий, но с точки зрения сравнительной анатомии самой примитивной группой среди Плоских червей являются, скорее, Бескишечные турбеллярии (Acoela), у которых фагоцитобласт представлен смешанной паренхимой, лишенной четкого деления на центральную пищеварительную часть (кишечник) и периферическую часть (ткань внутренней среды, — см. Беклемишев, 1964а). Соответственно и в эмбриогенезе Acoela энтодерма и мезодерма как обособленные листки отсутствуют, поэтому зачаток паренхимы можно назвать мезэнтодермой. Acoela в сущности являются еще двуслойными животными.

Как показали наблюдения ряда авторов (Gardiner, 1895; Bresslau, 1909; Ax, Dörjes, 1966; Богута, 1972, и др.), при дуэтом дроблении Acoela после отделения трех (реже четырех — у Polyochoerus) дуэтов микромеров два макромера погружаются внутрь (рис. 23) и становятся зачатком паренхимы. Гастрюляция у Бескишечных турбеллярий сильно упрощена, так как происходит на стадии, когда зародыш состоит из немногих клеток (на стадии 16 бластомеров у Oligochoerus). Кроме того, к паренхиме присоединяются клетки, получившиеся в результате деления микромеров 2-го дуэта, а от микромеров 1-го дуэта происходит нервный ганглий (Bresslau, 1909). Остатки потомки микромеров всех трех дуэтов дают кожные покровы. Место погружения двух макромеров — бластопор — имеет вид неглубокой ямки, которая вскоре сглаживается. Остается невыясненным, образуется ли ротовое отверстие на месте бластопора, или нет.

По наблюдениям Богуты (1972), у *Aparetus* макромеры попадают внутрь вследствие того, что при отделении 3-го дуэта микромеров митотическое веретено направлено под углом к поверхности зародыша. В конце дробления зародыш имеет характер морулы без ясно выраженных пластов, которые обособляются позднее путем морульной деламинации. Обсуждая гисто-эмбриологические особенности низших Metazoa, Богута и Миничев (1976) замечают: „Бескишечные турбеллярии не обладают еще тканевой организацией, лишь покровы их начинают приобретать признаки эпителиальности... понятие гастрюляции не приложимо к Acoela. Погружение двух бластомеров

внутрь зародыша и формирование фагоцитобласта — процесс, не сравнимый (не гомологичный) с гастрюляцией других групп. Малоклеточная закладка органа никогда не бывает признаком примитивности” (с. 8). В этой цитате справедливо только последнее положение, но если у Acoela гастрюляция изменена вторично, это не означает, что она отсутствует и у них нет зародышевых листков.

Как уже отмечалось, различные формы гастрюляции разграничены не резко; погружение внутрь двух макромеров у Acoela можно рассматривать как редуцированную эпиблию, которая характерна для большинства Турбеллярий.

Своеобразно протекает развитие и у Macrostomida, которое, к сожалению, изучено только у одного вида — *Macrostomum appendiculatum* (Seilern-Aspang, 1957). У этой Турбеллярии дробление может протекать как по дуэтному, так и по квартетному типу. Соответственно после 4-го митотического цикла на вегетативном полюсе оказываются либо 4 макромера, либо 2 макромера и 2 микромера 3-го дуэта. Эти клетки больше не делятся, они уплощаются и окружают зародыш, образуя так называемую желточную мантию, которая используется зародышем как питательный материал. При развитии лич с небольшим количеством желтка (которые откладываются голодающими животными) желточная мантия не образуется.

Заключенные внутри желточной мантии 12 бластомеров продолжают дробиться. За счет них образуются два комплекса мелких, энергично делящихся клеток (две „бластемы”): у анимального полюса лежит передняя бластема, из которой развиваются мозг и глотка, а у вегетативного полюса располагается бластема половой системы. В центродорсальной части зародыша находятся более крупные, богатые желтком бластомеры. От обеих бластем происходят также клетки провизорного кожного эпителия, который растет к спинной стороне и покрывает эти крупные клетки. Позднее провизорный эпителий заменяется definitivoным сходного происхождения. Внутренние, содержащие желток клетки частично распадаются и рассасываются, но от них происходит некоторое количество мелких клеток с базофильной цитоплазмой. Из этих клеток и отчасти из клеток провизорного эпителия (?) развивается средняя кишка. Паренхима образуется из клеток средних размеров, расположенных между обеими бластемами и крупными центродорсальными бластомерами.

В описании Зейлерн-Аспанга много неясного. Гастрюляция у Макростомид фактически не описана, хотя Томас называет процесс образования желточной мантии „инвертированной гастрюляцией”. Действительно, четыре вегетативные клетки, из которых формируется желточная мантия, соответствуют, по-видимому, энтодерме (или ее части), но превращены в провизорный орган,местилище питательных веществ. Они окружают зародыш со всех сторон, возможно для того, чтобы обеспечить равные условия питания для всех бластомеров. Из-за образования желточной мантии в развитии *M. appendiculatum* появляются черты сходства с развитием Neorhoda, для которых характерно образование бластем (возможно, при участии клеток, относящихся ко всем трем зародышевым листкам), из которых затем выделяются зачатки различных органов. Томас усматривает в этом „преадаптацию к экзопелитальности”, что имеет несколько мистический оттенок, однако более вероятно, что это сходство имеет конвергентный характер.

Polycladida являются наиболее высокоорганизованными Archorhoda. В отношении зародышевых листков они близки к „типичным” Spiralia (т. е. к Моллюскам и Полихетам), хотя имеют некоторые своеобразные особенности. Гастрюляция происходит у них путем эпиблии: первые три квартета микромеров представляют эктодерму и обрастают макромеры и микромеры 4-го квартета. Своеобразие гастрюляции Поликладид состоит в том, что макромеры (которые не оправдывают своего названия, так как имеют маленькие размеры) и микромеры 4a, 4b и 4c, оказавшись внутри, разрушаются и служат для питания зародыша, а бластомер 4d становится зачатком всей энтодермы и значительной части мезодермы. Сначала он отделяет от себя один

энтобласт, потом делится на две симметричные клетки, каждая из которых в свою очередь делится на энтеробласт и мезобласт. За счет энтобласта и энтеробластов развивается стенка средней кишки, а оба мезобласта образуют две группы мезодермальных клеток. Кроме того, от микромеров 2-го квартета происходят четыре клетки, которые уходят в бластоцель и присоединяются к мезодерме, — они дают мышцы и соединительную ткань глотки. Разрушение большей части энтодермальных бластомеров следует рассматривать как специализацию, не свойственную другим *Spiralia*. Производными эктодермы у *Polycladida* являются кожные покровы, нервный ганглий (который развивается у *Plapocera* из клеток $1a^{112212}$ — $1a^{112212}$), органы чувств и, по-видимому, протонефридии. Часть эктодермы уходит через бластопор внутрь и образует выстилку глотки.

По мнению Богуты и Миничева (1976), только у Поликладид среди Турбеллярий имеется типичная тканевая организация и „органы формируются не из бластем, но из трех очень рано закладывающихся эмбриональных зародышевых листков“, из чего они заключают, что Поликладиды произошли независимо от остальных Плоских червей от „более продвинутой формы фагоцителлы“. На мой взгляд, главное отличие Поликладид от *Ascoela* состоит в том, что у них за счет центральной части фагоцитобласта уже сформировавшийся кишечник, в-за чего и в развитии различаются энто- и мезодерма. Эти изменения в организации и развитии являются результатом прогрессивной эволюции и не дают никаких оснований для предположения о дифилетическом происхождении Турбеллярий.

У *Neorhoga* развитие сильно модифицировано из-за различных приспособлений, служащих для усвоения питательных веществ, содержащихся в желточных клетках (вителлоцитах). Мы ограничимся рассмотрением лишь некоторых примеров.

По описанию Болла (Ball, 1916), в яйцевых капсулах *Paravortex gemellipara* (отр. *Neorhabdocoela*) содержатся два (или более) яйца и около сотни вителлоцитов. Последние сливаются в общую массу, а их ядра дегенерируют. Пробление имеет у *Paravortex* беспорядочный характер, но в нем ясно различаются два макромера и кучка микромеров (т. е. следы дуэтного тела, — рис. 68). Один из макромеров имеет несколько большие размеры и содержит скопление митохондрий. Макромеры представляют энтодерму, а микромеры — эктодерму и мезодерму (мезэктодерму). Получившаяся в результате дробления морулообразная кучка клеток располагается у поверхности желточной массы таким образом, что с ней соприкасаются непосредственно клетки, происшедшие от более крупного макромера. Эти клетки (так называемая первичная энтодерма) заглатывают и переваривают желток; над ними располагается вторичная энтодерма, происходящая от второго, меньшего макромера, а наружную часть зародыша составляет мезэктодерма. Клетки первичной энтодермы переполняются питательными материалами и дегенерируют, после чего они в свою очередь фагоцитируются клетками вторичной энтодермы. Из последней развивается кишка. Одновременно поверхностный слой клеток мезэктодермы приобретает эпителиальное строение и становится зачатком эпидермиса. Он представляет собой лишь часть эктодермы, так как нервная система развивается из внутренней клеточной массы, которая дает также и мезодермальные органы — мускулатуру, паренхиму и половую систему. Эпидермис постепенно нарастает на энтодермальные клетки, что рассматривается как эпителиальный процесс. Наружная часть зародыша становится брюшной стороной червя, а обращенная к желтку — спинной. Поэтому у *Paravortex* (и многих других *Neorhoga*) замыкание бластопора происходит на спинной стороне, а ротовое отверстие образуется на брюшной стороне и никакого отношения к бластопору не имеет.

Иначе протекает развитие у *Hydrolimax grisea* (отр. *Prolecithophora*; Newton, 1970). В коконах *Hydrolimax* содержится около 40 яиц и очень много желточных клеток, которые окружают каждое яйцо эпителиообразным слоем (этот слой тоже иногда

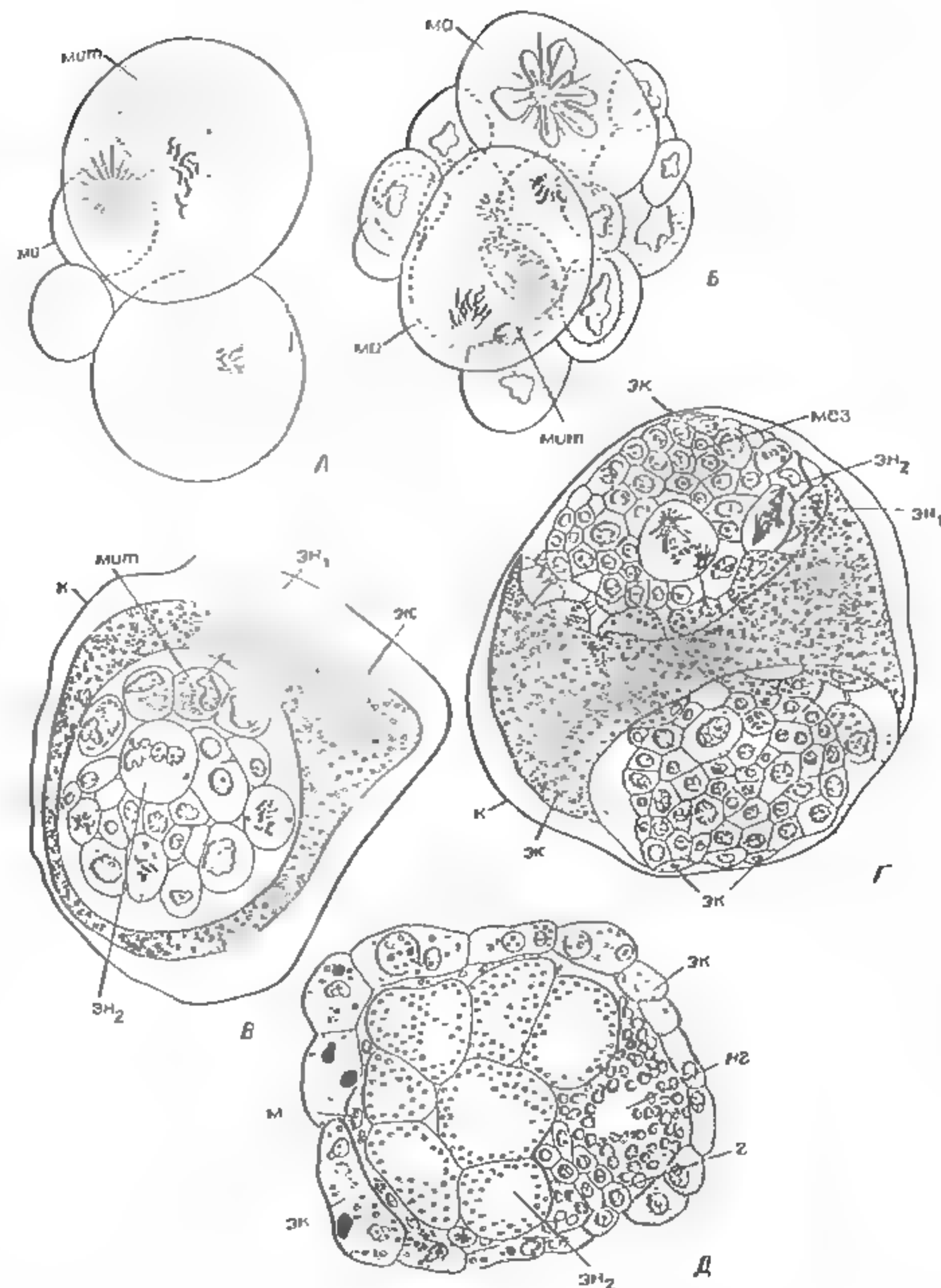


Рис. 68. Развитие Турбеллярии *Paravortex gemellipara* (по: Ball, 1916).

А и Б — стадии 4 и 17 бластомеров, В — разрез через зародыш на стадии приблизительно 72 бластомеров, Г — разрез через яйцевую капсулу (видны два зародыша, начинающие поглощать желток), Д — разрез через более поздний зародыш. ж — желток, к — капсула, ма — макромер, мз — мезодерма, мк — микромер, мг — скопление митохондрий, нг — нервный ганглий, эк — эктодерма, эн1, эн2 — первичная и вторичная энтодерма.

называют желточной мантией, но он не гомологичен таковой *Macrostomum*, так как образован вitellocитами — клетками материнского происхождения). В результате беспорядочного дробления образуется рыхлая кучка клеток, в которой центральное положение занимают более мелкие микромер. Потом зародыш становится более компактным, но среди микромеров образуется полость. Ограничивающие эту полость клетки представляют собой зачаток эпидермиса (т. е. эктодерму), а лежащие снаружи условно можно обозначить как эмбриональную бластему, из которой развиваются зачатки всех остальных органов. Таким образом, на этой стадии наблюдается нечто вроде извращения листков, сходное с таковым у *Polypodium*, хотя клеточные пласты зародыша *Hydrobia* не вполне соответствуют зародышевым листкам.

Затем зародыш приближается к поверхности желточной массы, эпидермальный пузырек разрывается, происходит выворачивание, и пласты, из которых состоит тело зародыша, принимают нормальное расположение. Теперь зародыш имеет форму колпачка, сидящего на поверхности желточной массы, которую он постепенно обрастает, вследствие чего желток оказывается включенным в тело зародыша. Как и у *Parapogon*, окончательное смыкание краев колпачка (т. е. бластопора) происходит на будущей свинной стороне зародыша.

Такое же обрастание желтка и его инкорпорация наблюдаются у *Xenoprorhynchus* (отр. *Lecithoerithelata*) и у представителей подотряда *Proterata* (*Monocelis*, *Minona*, *Otomesostoma*), но в этом процессе участвует специальная эмбриональная оболочка эктодермального происхождения.

У *Monocelis fusca* (по: Giesa, 1966) целобластула сплюснута по анимально-вегетативной оси (анимальный полюс хорошо различается по положению редукционных телец); затем внутри нее появляются клетки, которые автор считает мезенхимой. От зародыша отделяется 8 (позднее к ним присоединяются еще 5) клеток, образующих эмбриональную оболочку. Две из этих клеток лежат на вегетативном полюсе и становятся вителлоцитофагами (они захватывают и переваривают желточные клетки), а по краям дисковидного зародыша располагаются 4 так называемые бластопоральные клетки, которые смещаются в вегетативном направлении и покрывают вителлофагциты (этот процесс трактуется как эпиболия). Бластопоральные клетки улавливают вителлоциты и втягивают их под оболочку, где они постепенно поглощаются вителлоцитофагами. Остальные клетки зародыша образуют бластему, края которой распространяются между захваченными желточными клетками и оболочкой, как бы повторяя процесс эпиболии. К концу эмбрионального развития оболочка разрушается, а вителлоцитофаги и остатки желточных клеток перевариваются в definitivoй кишке.

Классическим примером адаптации к усвоению желточных клеток может служить так называемая желточная личинка *Tricladida*. У *Dendrocoelum lacteum* на одно яйцо приходится десятки тысяч вителлоцитов, которые сливаются и образуют синцитиальную массу. Дробление яйца имеет беспорядочный характер (см. рис. 46, А), бластомеры лежат в желточном синцитии свободно, не соприкасаясь друг с другом. Затем их расположение упорядочивается, часть бластомеров образует тонкостенный бластулообразный шар, ограничивающий центральную часть желточного синцития (см. рис. 46, Б). Другая часть бластомеров остается лежать внутри или же, как описывает Косцельский (Koscielski, 1966), мигрирует из стенки бластулы внутрь. Наружные клетки зародыша образуют так называемую провизорную эктодерму, а из внутренних клеток развивается провизорная кишка, состоящая из четырех клеток, и довольно сложно устроенная провизорная глотка. Некоторое количество эмбриональных клеток, лежащих между провизорными эктодермой и кишкой, остаются в недифференцированном состоянии.

Сформировавшаяся таким образом „желточная личинка“ начинает заглатывать и переваривать окружающие вителлоциты и сильно увеличивается в объеме (см. рис. 46, В). На этой стадии зародыш имеет радиально-симметричное строение, но

потом недифференцированные эмбриональные клетки начинают энергично делиться и образуют бластему („зародышевую полоску“) на будущей брюшной стороне. В этой бластеме впереди от личиночной глотки образуется зачаток мозга, а позади — зачатки definitivoй глотки и всего послеротового отдела тела. Зародыш становится билатерально-симметричным. Позднее все провизорные органы дегенерируют и замещаются definitivoй; эти процессы напоминают настоящий некробиотический метаморфоз.

Попытка осмыслить развитие *Tricladida* с позиции классической теории зародышевых листков встретила с большими трудностями. Если провизорную эктодерму „желточной личинки“ признать соответствующей эктодерме в обычном понимании, провизорную кишку — энтодермой, а промежуточные клетки — мезодермой, то получится, что все definitivoйное тело червя строится за счет только одного листка — мезодермы. Чтобы избежать этого противоречия с теорией зародышевых листков, Фулинский (Fulinski, 1915, 1916) предположил, что все эти провизорные органы соответствуют эмбриональной оболочке других *Neorhoda*, а настоящие зародышевые листки образуются позднее.

По мнению Томаса (Thomas, 1986), развитие *Tricladida* настолько своеобразно, что сопоставление его с развитием других Турбеллярий вообще невозможно. Но с этим можно не согласиться. Провизорная эктодерма „желточной личинки“ несомненно гомологична эмбриональной оболочке *Proseriata*, которая имеет эктодермальное происхождение, провизорная кишка соответствует тем энтодермальным клеткам, которые выполняют функцию вителлофагов, а оставшиеся недифференцированными клетки представляют эмбриональную бластему; новообразованием является только провизорная глотка этой личинки.

Если говорить о *Neorhoda* вообще, то самая характерная особенность их развития состоит в следующем. Хотя на ранних стадиях большей частью еще удается различить группы бластомеров, соответствующие зародышевым листкам, затем часть этих клеток используется на построение провизорных органов, а оставшаяся образует бластему, т. е. комплекс слабо дифференцированных клеток, из которого выделяются зачатки definitivoй органов. В образовании бластемы могут участвовать два или три зародышевых листка, но в какой мере соблюдается при этом их специфичность, неизвестно. Среди *Archorhoda* эмбриональная бластема образуется у *Macrostomum appendiculatum*, в сущности мало отличается от бластемы и смешанная паренхима *Acoela*. По всей вероятности, зародышевые листки Турбеллярий еще не обладают строгой специфичностью, причем особенно широкими потенциями обладает мезодерма — листок, соответствующий периферической части фагоцитобласта.

Этим особенностям развития Турбеллярий большое значение придают Богута и Миничев (1976), по мнению которых „отсутствие ясно выраженных процессов гастрюляции и формирования органов из бластем у всех, по-видимому, турбеллярий (кроме *Polycladida*) — атавистические признаки: их предки (фагоцителла и *Acoela* — подобные формы) не обладали листками и не смогли в ходе эволюции их выработать“ (с. 8). Этот вывод звучит слишком категорично — в той или иной форме гастрюляция наблюдается у большинства Турбеллярий, но можно согласиться с тем, что зародышевые листки находятся у них, так сказать, в состоянии становления и еще не приобрели специфичности. У *Polycladida* эволюционное развитие зародышевых листков продвинулось дальше, чем у остальных Турбеллярий, а у *Neorhoda* этот процесс был нарушен из-за вовлечения части бластомеров в процессы усвоения вителлоцитов.

В литературе по регенерации и бесполому размножению Турбеллярий большое внимание уделяется свободным клеткам паренхимы — необластам, которым приписывают самые широкие гистогенетические потенции. Необласты обладают характерными для слабо дифференцированных клеток признаками: они имеют простую (округлую или грушевидную) форму, крупное светлое ядро с 1–2 ядрышками,

высокое содержание РНК в цитоплазме, слабо развитую эндоплазматическую сеть, мало митохондрий и т. д. и способны к интенсивной пролиферации. Участие, которое принимают необласты в различных восстановительных процессах, служит предметом многолетних дискуссий (см.: Павнова-Казас, 1977б). Многие авторы наблюдали, что в районе раны при лишнем повреждении или в зоне деления при бесполом размножении происходит скопление и усиленная пролиферация необластов; здесь возникает регенерационная бластема, за счет которой развиваются эпидермис регенерата, его мускулатура, паренхима, кишечник, нервная система и т. д. Предполагается также, что это — эмбриональные клетки, сохранившиеся с ранних стадий развития (со стадии „желточной личинки“ у *Tricladida*, — Lender, 1965; Le Moigne, 1966). В этом отношении крайнюю позицию занимает Элерс (Ehlers, 1985), который утверждает, что только необласты (*Stammzellen* паренхимы) и происходящие из них половые клетки сохраняют способность к митотическому делению.

Хотя остаются подозрения — нет ли здесь такого же преувеличения значения необластов, какое было еще недавно в отношении *i*-клеток Книдарий, можно, по-видимому, считать доказанным факт, что у Турбеллярий клетки эпидермиса рано утрачивают способность делиться; поэтому пополнение эпидермиса во время роста животного и замена отмирающих клеток происходит за счет клеточных элементов, мигрирующих из паренхимы. Данные такого рода, относящиеся к представителям разных отрядов, собраны в сводке Элерса (Ehlers, 1985). Отметим, что сходным образом осуществляется физиологическая регенерация у *Polycladida*, хотя у последних зародышевые листки и тканевая организация выражены яснее, чем у других Турбеллярий (Дробышева, 1987).

Все сказанное выше наводит на мысль, что в развитии *Tricladida* сначала образуются настоящие зародышевые листки, которые, однако, низведены до состояния провизорных органов „желточной личинки“, а в конце эмбрионального развития замещаются новыми эпидермисом и кишечным эпителием, формирующимися из недифференцированных мезодермальных клеток. Этот процесс замещения эмбриональных органов дефинитивными не имеет принципиальных отличий от процессов обновления и восстановления тканей за счет необластов во время постэмбрионального развития Турбеллярий.

Состояние зародышевых листков у паразитических Плоских червей легко выводится из того, что мы уже видели у *Turbellaria* и *Neorhoda*. Количество желточных клеток обычно не очень велико — около 30 у *Fasciola hepatica*, около 40 у *Polystomum integerrimum* и только 1 у Ленточных червей из отряда *Cyclophyllidea*. У Моногенетических сосальщиков они рано разрушаются и рассасываются без помощи каких-либо специальных клеток. Дробление яйца *Polystomum* (класс *Monogeneoidea*) неравномерное, расположение бластомеров очень неправильное (см. рис. 37). В конце дробления зародыш представляет собой плотное скопление клеток с неясными клеточными границами. Эту стадию можно охарактеризовать как эмбриональную бластему. Поверхностный слой клеток отслаивается и образует эпидермис, внутри обособляются зачатки глотки, кишки, нервного ганглия и т. д. Из яйцевой капсулы выходит ресничная личинка — онкомираций, который ведет плавающий образ жизни, пока не встретится со своим хозяином — головастиком. После прикрепления онкомираций к хозяину происходит метаморфоз, который включает в себя слияние личиночного ресничного эпителия и замещение его дефинитивным погруженным эпителием, развивающимся из клеток паренхимы.

У *Cestoda* и *Trematoda* во время дробления обособляются 2 или 3 крупные клетки, которые идут на построение эмбриональной оболочки, одевающей остальные бластомеры и вителлоциты. В тех случаях, когда дробление следует дуэтному типу (у *Taenia serrata*), эта оболочка формируется из содержащих остатки желтка макромеров, что указывает на ее энтодермальное происхождение и трофическую функцию, а из

остальных Бластомеров образуется бластема, в которой дифференцируются органы ресничной личинки (корацидия у Ленточных червей из отряда *Pseudophyllidea* и мирацидия у Трематод). После вступления этих личинок в контакт с хозяином у них тоже происходит замещение личиночного эпидермиса дефинитивным. Развитие Ленточных червей из отряда *Cyclophyllidea* протекает в наземных условиях; поэтому соответствующий ресничному эпителию поверхностный слой клеток превращается в плотную скорлупку, защищающую зародыш от высыхания. Таким образом, в этом случае первичные кожные покровы тоже не сохраняются.

Отсутствие у взрослых Моногенетических сосальщиков, Ленточных червей и Трематод эктодермального кожного эпителия тоже иногда рассценивается как аргумент против теории зародышевых листков, но в свете тех соображений, которые уже высказаны относительно Турбеллярий, этот упрек не представляется особенно чувствительным. Редукция кишечника зашла у Цестод так далеко, что его зачаток ни на какой стадии развития не различается. Единственным возможным дериватом энтодермы является упомянутая выше эмбриональная оболочка. Если это предположение справедливо, то у Цестод тоже наблюдается извращение зародышевых листков.

Nemertini

У Немертин гастрულიзация происходит путем инвагинации (рис. 69), реже (например, у *Malacobdella*) путем плотного вставания. Методом прижизненного окрашивания бластомеров установлено, что у *Cerebratulus* граница втягивающейся части бластулы проходит между 2-м и 3-м квартетами микромеров (а не между 3-м и 4-м, как у большинства *Spiralia*; Horstadius, 1937). За счет первых двух квартетов микромеров образуется вся эктодерма, включая переднюю кишку, а за счет макромеров 2A—2D — средняя кишка. Сведения, касающиеся происхождения мезодермы у Немертин, очень противоречивы. Большинство исследователей признает существование у них только мезенхимы (эктодермального или энтодермального происхождения), но Нуссбаум и Окнер (Nussbaum, Okner, 1913) описали у *Lineus desori* два мезобласта, происходящих, по их мнению, от 4d. Однако Шмидт (1962) эти данные не подтвердил. Вильсон (Wilson, 1903) тоже обнаружил у *Cerebratulus* два мезобласта, но отметил, что они лежат так далеко друг от друга, что не могут быть потомками одной какой-то клетки (например, 4d). По наблюдениям Давыдова (1928а), у *Tubulanus* имеется энтодерма, которая происходит от клетки 3D. В результате деления этой клетки образуются энтеробласты и „целенхима“ (т. е. мезенхима, гомологичная целомической мезодерме). Впоследствии клетки энтодермальной и мезодермальной природы смешиваются и различить их не удастся.

С другой стороны, по Лебединскому (1898), у *Tetrastemma* и *Drepanoporus* мезодерма развивается из четырех клеток, расположенных на границе энтодермальной и эктодермальной половины бластулы; кроме того, имеется специальный зачаток мезодермы хоботка. Делсман (Delsman, 1915), тщательно проследивший дробление *Emplectopoma* до стадии 256 бластомеров, не обнаружил клеток, которые можно было бы признать соматобластом 4d. У *Malacobdella* (по: Hammarsten, 1918) большая часть мезодермы происходит от клеток 2a¹¹¹¹—2d¹¹¹¹. Четырехлучевой зачаток эктомезодермы описан Смитом (Smith, 1935) у *Cephalothrix*. Очевидно, типичным для Немертин является образование мезодермы в форме рыхлого зачатка (мезенхимы) от всех четырех квадрантов. Отсутствие специального мезодермального зачатка в квадранте D следует считать примитивным признаком.

У примитивных Немертин (например, *Procephalothrix*, — рис. 69) бластонор сначала располагается на вегетативном полюсе, а потом из-за разрастания эктодермы по dorsальному меридиану гастролы смещается на брюшную сторону (так как эта часть

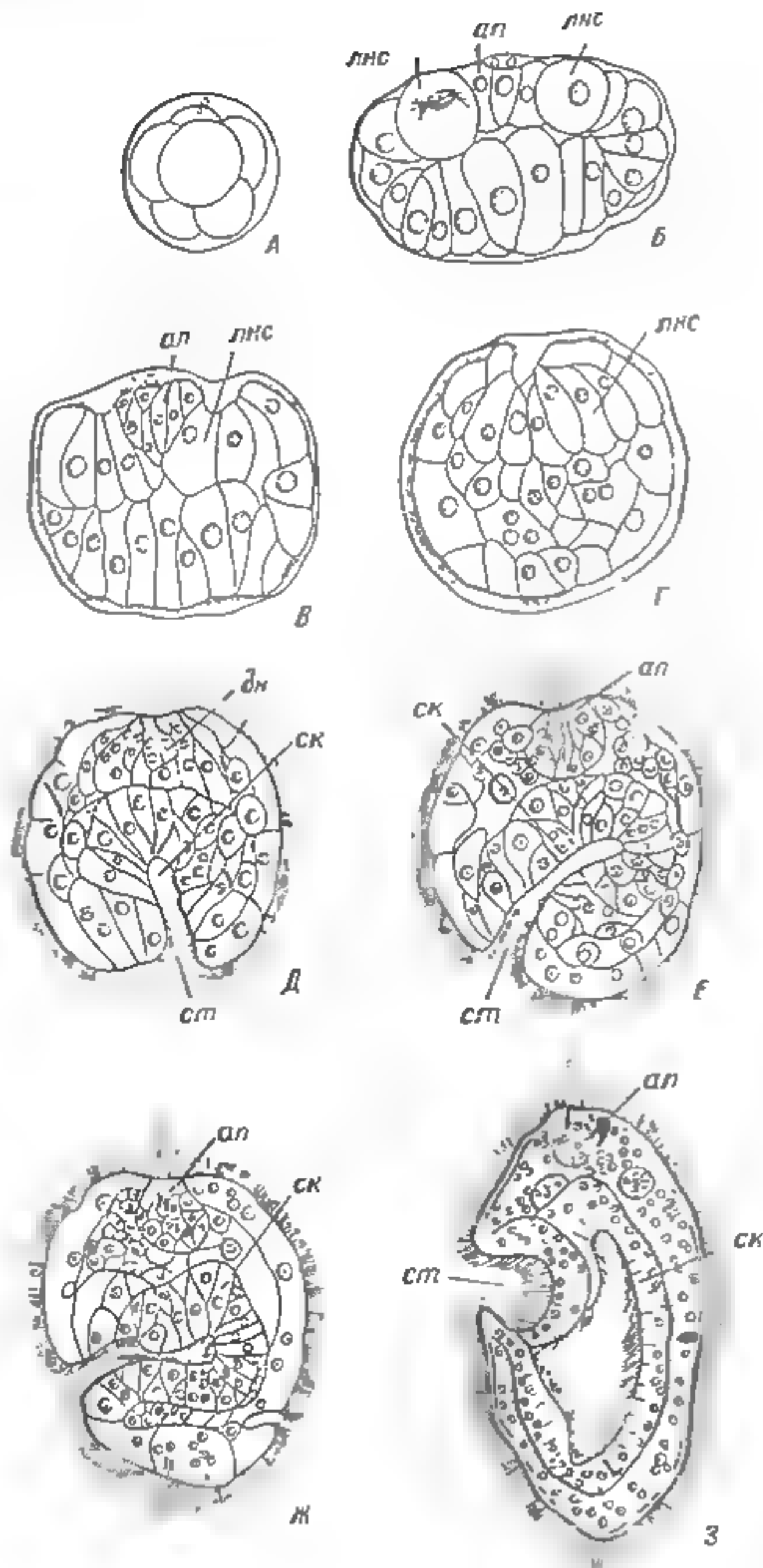


Рис. 69. Развитие Немертины *Procephalothrix simulans* (по: Iwata, 1960).

А — стадия 8 бластомеров; Б — ранняя бластула; В и Г — фронтальный и сагиттальный разрез через позднюю бластулу; Д — ранняя гастрюла; Е, Ж и З — усложнение строения личинки. ап — апикальная пластинка, лнс — латеральные зачатки нервного ганглия, ск — средняя кишка, ст — стомодеум.

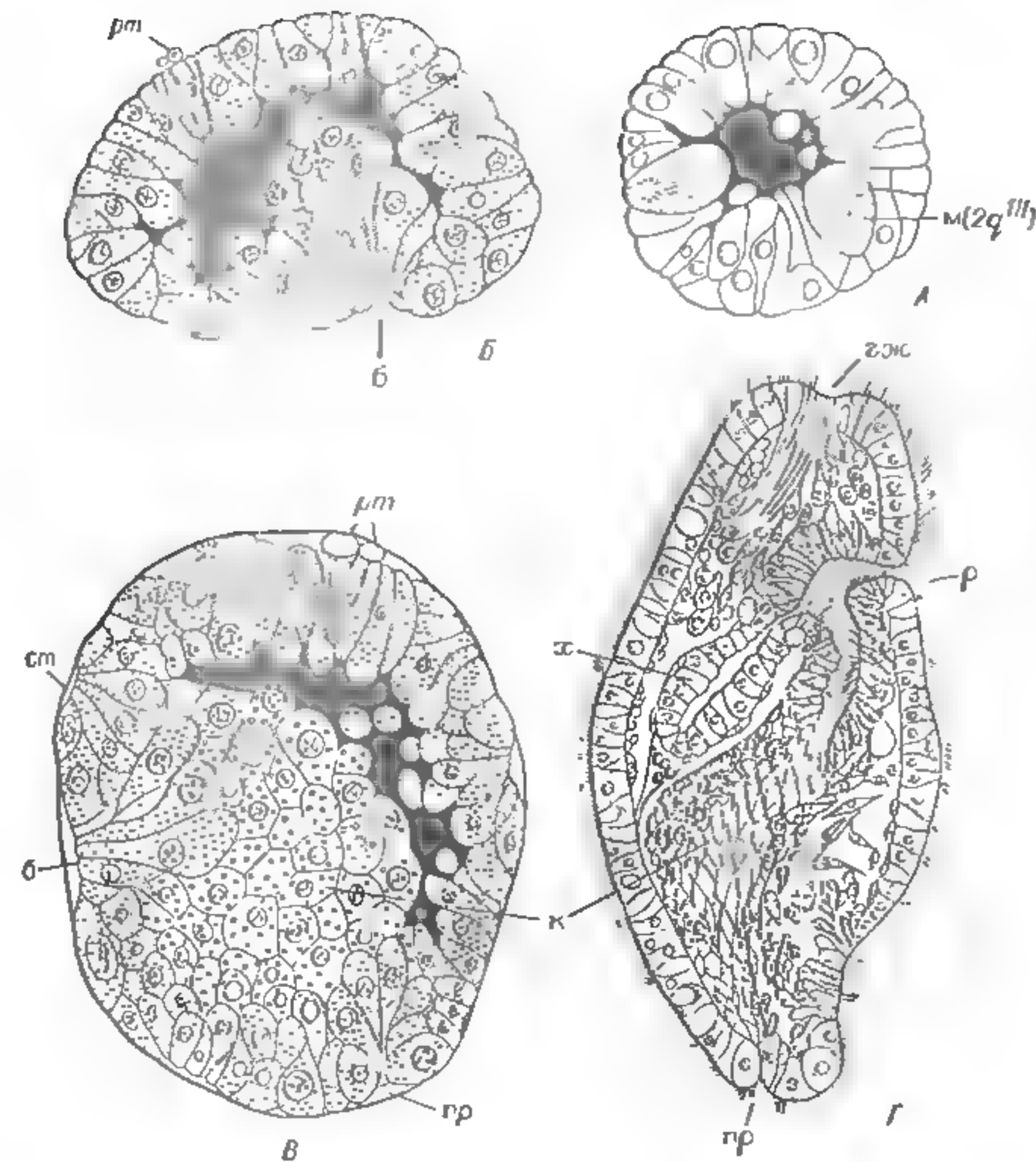


Рис. 70. Развитие *Malacobdello grossa* на сагиттальных разрезах (по: Hammarsten, 1918).

А — бластула, Б — гастрюла, В — закладка стомодеума, Г — личинка. б — бластопор, гж — головные железы, к — зачаток кишки, м — мезобласт, пр — проктодеум, р — рот, прт — редуционные тельца, ст — стомодеум, х — зачаток хоботка.

эктодермы даст впоследствии кожные покровы не только дорсальной стороны, но и послеротовой вентральной стороны, этот меридиан правильнее назвать постеродорсальным). Часть эктодермы уходит через бластопор внутрь и образует стомодеум. Анальное отверстие возникает как новообразование значительно позднее на заднем конце. Образование рта на месте бластопора и позднее появление анального отверстия наблюдаются также у *Heteronemertini*.

У более специализированных *Hoploneurini* и *Bdellovomerini* стомодеум образуется независимо от бластопора ближе к переднему концу. При этом он вступает в связь с влагалищем хоботка (ринходеумом), отверстие которого служит как для

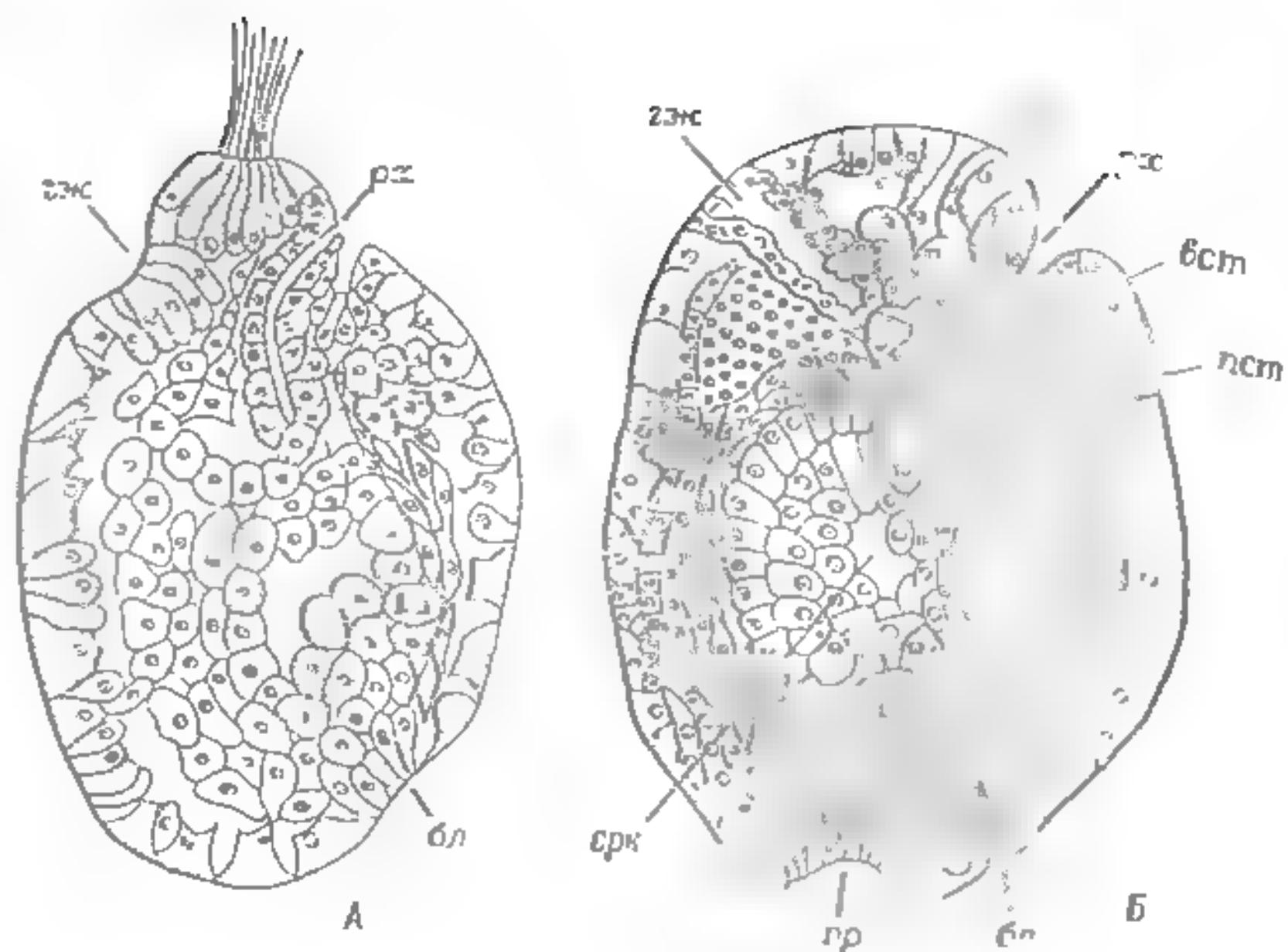


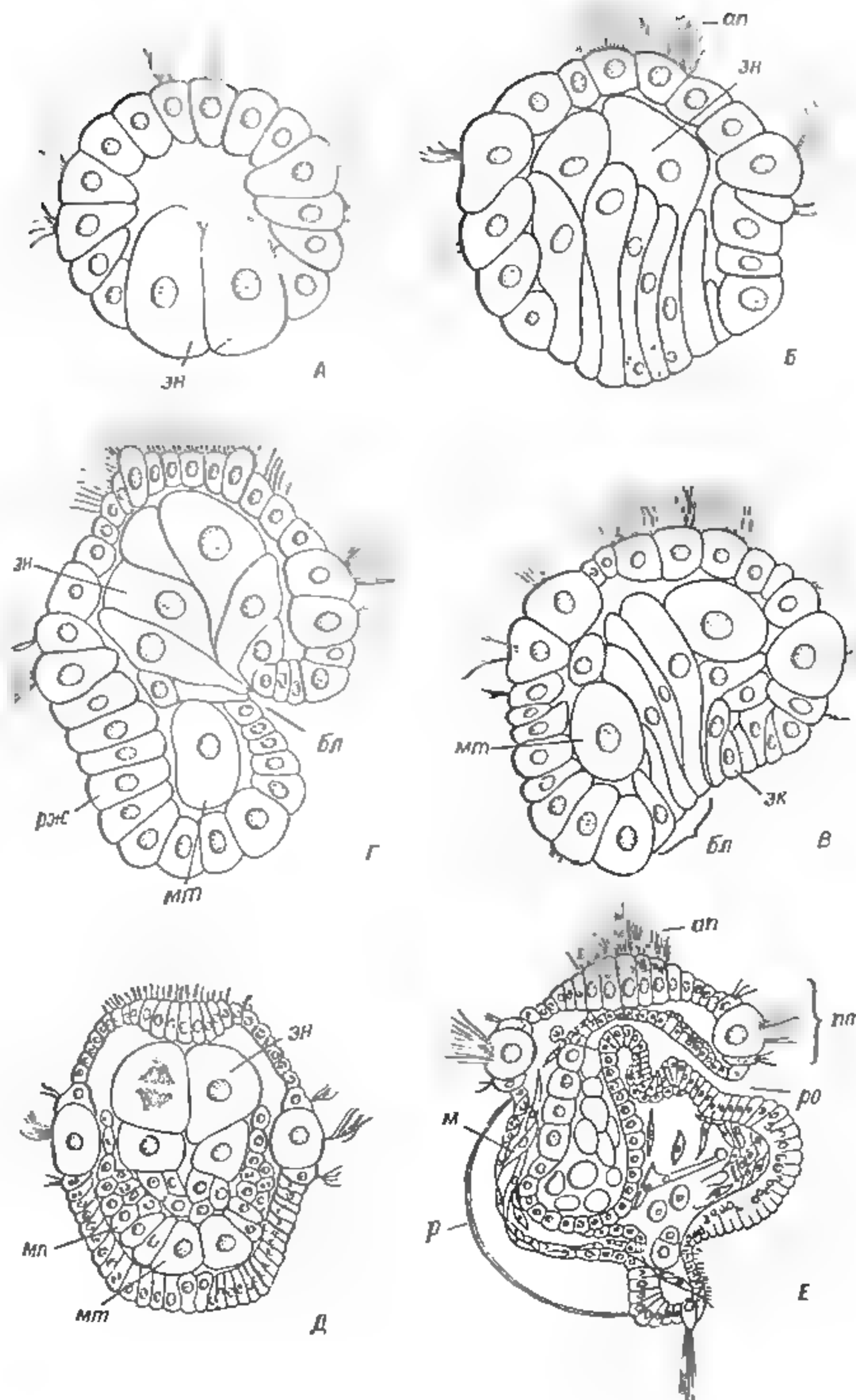
Рис. 71. Сагитальные разрезы через зародышей *Tetraostemma* на двух (А и Б) стадиях развития (по Лебединский, 1898).

бл — blastopore, бст — вторичный стомодеум, зж — головная железа, лст — первичный стомодеум, гр — проктодеум, рж — ринхосум, срк — средняя кишка.

выворачивания хоботка, так и для захвата добычи. У *Tetraostemma* сначала образуется „первичный“ стомодеум, который потом замещается „вторичным“, открывающимся в ринхосум; у этой Немертины blastopore долго не замыкается и сохраняет свое первоначальное положение на заднем конце, рядом с ним закладывается проктодеум (рис. 70, 71).

Целомические Spiralia

Образование зародышевых листков у Mollusca и Annelida и других целомических Spiralia во многом сходно с тем, что мы уже видели у Polycladida. В зависимости от количества желтка гаструляция происходит путем инвагинации, плотного вставания или эпиболии. Эктодерма представлена микромерами первых трех квартетов, но от 2-го или 3-го квартета происходит также мезенхима (эктомезодерма), а энтодерма берет начало от соматобласта 4d; остальные микромеры 4-го (и 5-го, если таковой имеется) квартета и макромеры представляют энтодерму. Из-за того что гаструляция начинается на стадии, когда зародыш состоит только из 64–128 blastomeres, типичная инвагинация затруднена и гаструляция чаще всего протекает по типу плотного вставания: энтодермальные клетки приобретают сильно вытянутую бутылковидную форму, их внутренние, содержащие ядро концы расширены, а более узкие наружные концы некоторое время еще сохраняют связь с поверхностью зародыша (рис. 72). Потом эта связь утрачивается, клетки целиком погружаются внутрь и округляются. Когда желтка особенно много, наблюдается эпиболия.



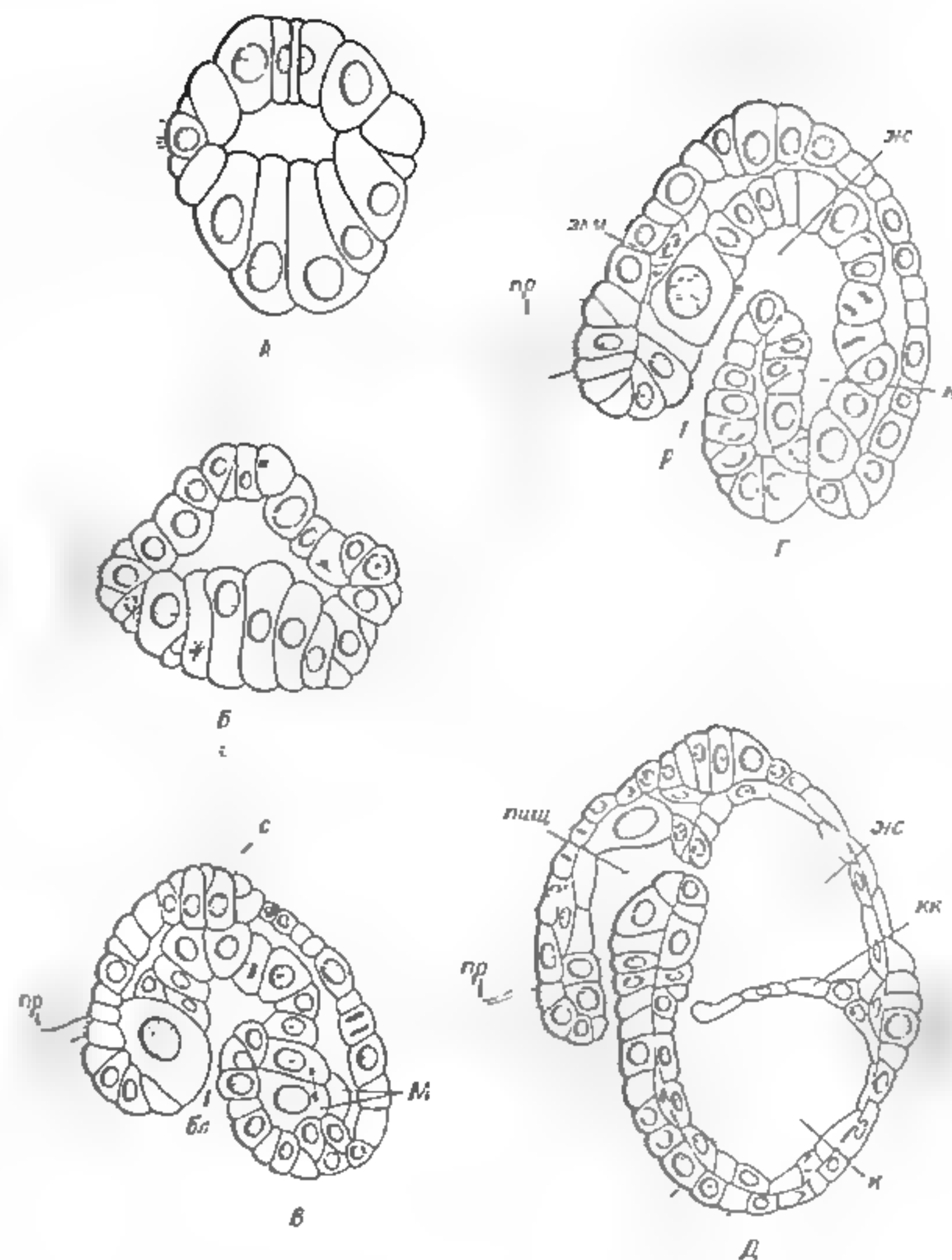


Рис. 73. Развитие Эхиуриды *Urechis caupo* (по: Newby, 1940).

А и Б — ранняя и поздняя бластула, В и Г — гастропод, Д — ранняя трохофора. бл — бластопор, ж — желудок, к — кишка, кк — кишечный клапан, м — мезобласты, пищ — пищевод, пр — прототрох, р — рот, с — султанчик, экм — эктомезодерма.

Рис. 72. Развитие *Patella* (по: Patten, 1886).
А — бластулообразная личинка; Б, В и Г — гастропод на сагиттальных разрезах; Д — фронтальный разрез через личинку; Е — велигер. ап — апикальный орган, бл — бластопор, м — мезобласт, мл — мезодермальная полоска, млт — мезодермальный телобласт, прот — прототрох, р — раковина, рж — ротовая железа, ро — ротовое отверстие, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

Бластопор сначала находится на вегетативном полюсе, но в случае гетероквадрантного дробления он слегка сдвинут на вентральную сторону. Затем он еще больше смещается в том же направлении (рис. 73). У Полихет и Моллюсков бластопор часто приобретает щелевидную форму и замыкается начиная с заднего конца. На месте его переднего конца впоследствии образуется стомодеум и рот. У некоторых Полихет (*Podarke*, *Polygordius*, *Eupomotus*, — Treadwell, 1901; Woltereck, 1905; Shearer, 1911) замыкание бластопора начинается в его средней части, так что некоторое время остаются два отверстия — переднее и заднее; затем заднее отверстие исчезает, но предполагается, что на его месте образуется анус. Такой способ замыкания бластопора объясняется у *Polygordius* тем, что его бластула имеет сильно уплощенную форму и энтодерма, которой просто некуда впячиваться, как бы сворачивается в трубку. В других случаях щелевидная форма бластопора связана с особенностями роста эктодермы.

Выше уже упоминалось, что у Поликладид и Немертин бластопор смещается на брюшную сторону из-за разрастания эктодермы в области постеродорсального меридиала гастролы. То же наблюдается у *Echiurida*, но при этом имеется более четко очерченная область усиленного роста (так называемая соматическая пластинка), которая формируется за счет бластомеров $1d^{1212}$ и $2d$ (Newby, 1940). У Хитона *Ischnochiton* соматическая пластинка состоит из клеток, произошедших от бластомеров $2d$, $3c$ и $3d$ (Heath, 1898), а у многих других Моллюсков и Полихет зачатком соматической пластинки служит только одна клетка — $2d$. А так как соматическая пластинка растет не только назад, но и в латеральном направлении, она как бы сжимает бластопор с боков и придает ему щелевидную форму.

За счет соматической пластинки образуются почти все покровы нижнего полушария трохофоры. У Моллюсков производным соматической пластинки является раковинная железа — впячивание эктодермы, на дне которого выделяется вещество раковины. У Полихет боковые края соматической пластинки сходятся на брюшной стороне, от них происходят ганглии брюшной нервной цепочки (а надглоточный ганглий развивается из претрохальной эктодермы); задний край соматической пластинки окружает анальное отверстие и образует зону роста, за счет которой формируется большая часть сегментов тела.

Выше уже отмечалось, что у Олигохет и Пиявок соматической пластинке соответствуют четыре (реже 3) пары эктодермальных телобластов, образующихся в результате деления соматобласта $2d$. Телобласты лежат у заднего края бластопора и продуцируют эктодермальные полоски, тянущиеся параллельно боковым краям бластопора. Из-за такого направления роста эктодермальных полосок продольная ось формирующегося червя образует почти прямой угол с анимально-вегетативной осью ядра. У богатых желтком зародышей Олигохеты *Tubifex* и Пиявок *Piscicola* и *Glossiphonia* (см. рис. 49, 74) производные первых трех квартетов микромеров (включая эктодермальные полоски) образуют на поверхности энтодермальных бластомеров колпачок, боковые края которого сближаются друг с другом и смыкаются. Бластопор принимает щелевидную форму и замыкается, начиная с переднего конца. Этот процесс сильно растянут во времени, поэтому еще до конца пролиферативной активности телобластов на переднем конце эктодермальных полосок правильное линейное расположение клеток утрачивается и начинается формирование сегментов. Ротовое и анальное отверстия соответствуют по своему положению переднему и заднему концу бластопора (рис. 74).

Эктодерма полосок, происходящая от соматобласта $2d$, получила название телобластической, а эктодерма, развивающаяся за счет остальных микромеров, — эпителической. Участие этих двух частей эктодермы в последующем органогенезе у разных видов различно. У *Tubifex*, например, обе они идут на построение кожных горшков, а у Пождевых червей и Челюстных пиявок, в развитии которых имеется

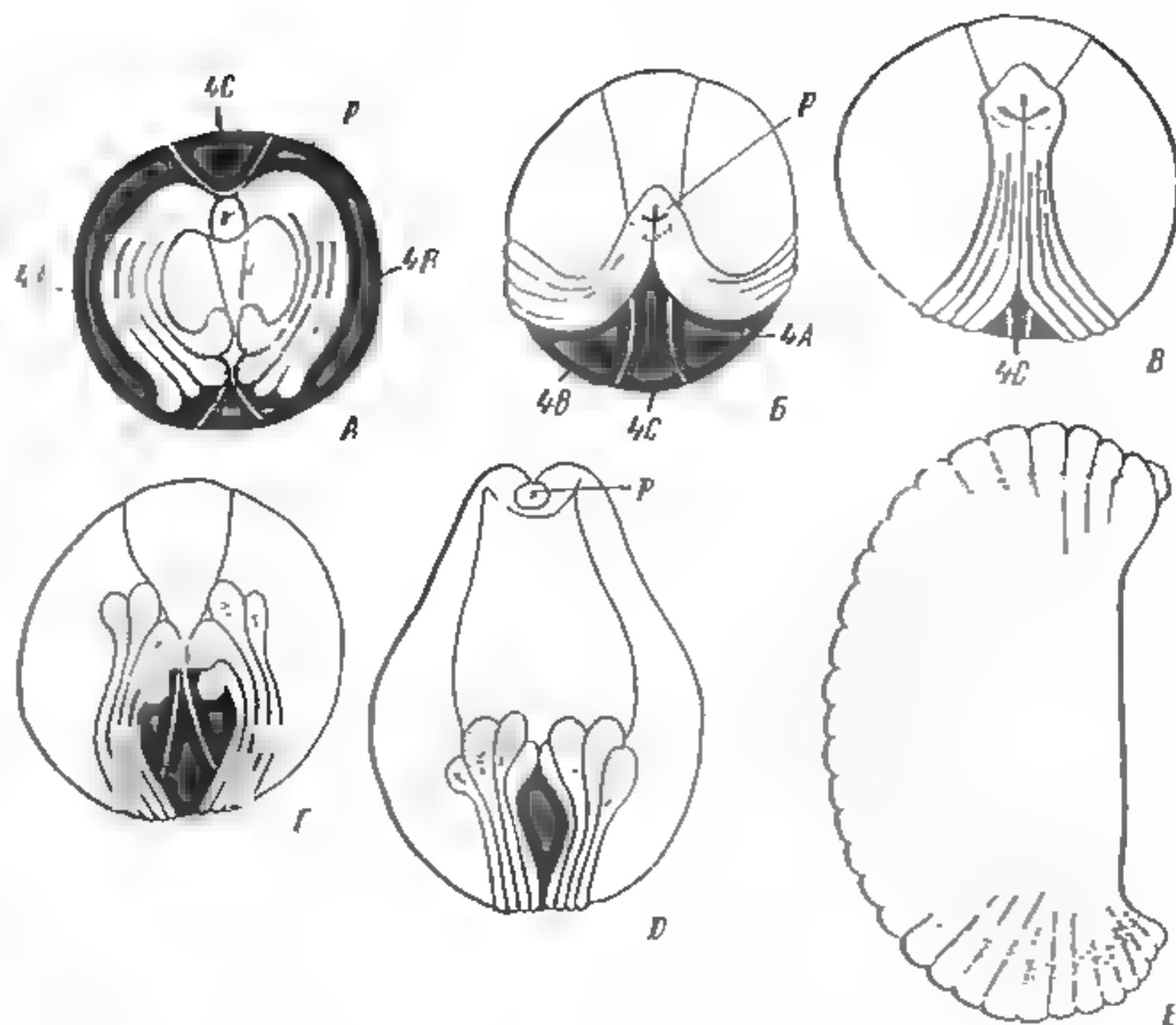


Рис. 74. Замыкание бластопора у Пиявки *Glossiphonia* (по: Whitman, 1878).

A — обрастания макромерами микромерами (вид с анимального полюса), B и C — две следующие стадии (вид спереди), D и E — завершающие стадии замыкания бластопора (вид сзади), F — поздний зародыш сбоку. Макромеры 4A, 4B и 4C зачерчены. p — рот.

„скрытая личинка“, поглощающая белковую жидкость кокона, эпибластическая эктодерма образует провизорный энтеродермис, а телобластическая — дефинитивный (Wilson, 1889; Bergh, 1891; Шумкина, 1953). Во всех случаях за счет медианных эктодермальных рядов (N) развивается также нервная система, а из остальных — нефридии и кольцевые мышцы (Peters, 1924; Meyer, 1929; Шумкина, 1953; Fernández, 1980, и др.).

Образование мезодермальных органов из эктодермальных полосок не так сильно противоречит принципу специфичности зародышевых листков, как может показаться на первый взгляд, так как эктобласти Q, P и Q относятся к квадранту D. Можно предположить, что у Clitellata область презумптивной энтомеэодермы по сравнению с таковой у Polychaeta немного сдвинута в анимальном направлении, из-за чего часть „мезодермальной“ цитоплазмы попадет в бластомер 2d (о возможности подобных топографических изменений в расположении презумптивных областей свидетельствует сопоставление карт зачатков у Хордовых с голобластическим дроблением — у них мезодермальный серп мигрирует с вентральной стороны на дорсальную, — см. ниже). Причиной этих изменений у Clitellata могло послужить то обстоятельство, что квадрант D соответствует у них не спинной стороне зародыша, как у Понихет, а заднему концу.

Обычно все энтодермальные бластомеры идут на построение средней кишки и ее

желез, но у некоторых *Gastropoda* с богатыми желтком яйцами часть этих клеток выключается из развития — они перестают делиться и берут на себя функцию хранения и переработки желтка. В результате энтодерма разделяется на желточную и кишечную. У *Nassa* желточная энтодерма представлена бластомером 4D (Fioroni, 1965), а у *Fusus* — всеми четырьмя макромерами. Кроме того, у *Fusus* часть энтодермальных клеток образует провизорный орган (белковый мешок), который служит для усвоения всасываемой питательной жидкости кокона (Portmann, 1955).

Соматобласт 4d делится на две симметричные клетки, каждая из которых иногда отделяет от себя по одному или несколько энтеробластов (это отмечено у *Echmura*, *Podarke*, *Spio* и *Scoloplos*, Олигохеты *Eisenia*, Брюхоногих моллюсков *Patella*, *Littorina* и *Crepidula*), после чего эти две клетки становятся мезодермальными телобластами. Последние располагаются симметрично в задней части зародыша. У Кольчатых червей они отделяют вперед от себя правильные ряды более мелких мезодермальных клеток — мезодермальные полоски. Рост мезодермальных полосок обусловливает вытягивание в длину самого зародыша. По мере деления и увеличения числа составляющих мезодермальные полоски клеток правильность их расположения утрачивается. Затем мезодермальные полоски расчленяются на сомиты, внутри которых синархальным способом (путем расхождения клеток) возникают целомические полости.

У Олигохет и Пиявок процесс формирования мезодермальных сомитов достиг высокой степени специализации. Каждая мезодермальная полоска образована сначала лишь одним рядом клеток — сомитобластов. Прямыми наблюдениями, а также методом клонального анализа (путем внутриклеточного введения специальных красителей, — Jackson, 1982) доказано, что каждый сомитобласт является родоначальником клеточного клона, за счет которого развивается один (правый или левый) мезодермальный полусомит, который превращается в целомический мешок.

Разрастающиеся целомические мешки вытесняют первичную полость тела, последние остатки которой становятся кровеносными сосудами. Части целомического эпителия, прилегающие к стенке тела, называются париетальным листком, или соматоплеврой, а прилегающие к кишке, — висцеральным листком, или спланхноплеврой (рис. 75). Висцеральные листки правых и левых целомических мешков, смыкаясь друг с другом над и под кишкой, образуют мезентерии; задние стенки целомических мешков вместе с передними стенками позадилежащих мешков образуют диссепименты. От целомического эпителия происходят клетки, из которых развивается мускулатура и соединительная ткань всего posteriorного отдела тела (за исключением упомянутых выше кольцевых мышц у Олигохет), а за счет мезенхимы — лишь мышечные и соединительнотканые элементы головы.

У Моллюсков формируются короткие и неправильные мезодермальные полоски, телобластический характер деления мезобластов проявляется редко (например, у *Unio* и *Patella*, — рис. 72). Очень скоро мезодермальные полоски распадаются на отдельные клетки, которые смешиваются с мезенхимой, так что разграничить участие этих двух частей мезодермы в процессах органогенеза не представляется возможным. В плотном скоплении мезодермальных клеток образуется целомическая полость (иногда — парная); из желобообразного выпячивания стенки этой полости развивается сердце, а из двух выпячиваний — почки. После выделения этих зачатков целомическая полость превращается в окологердечную сумку.

Итак, у большинства *Spiralia* (начиная с *Polycladida*) различаются две формы мезодермы, которые Коршельт и Гейдер (Korschelt, Helder, 1936) назвали эктомеэодермой и энтомеэодермой. Эктомеэодерма связана по своему происхождению с эктодермальными микромерами 2-го и 3-го квартета, а энтомеэодерма — с соматобластом 4d, который относится к энтодермальному 4-му квартету и нередко сам дает

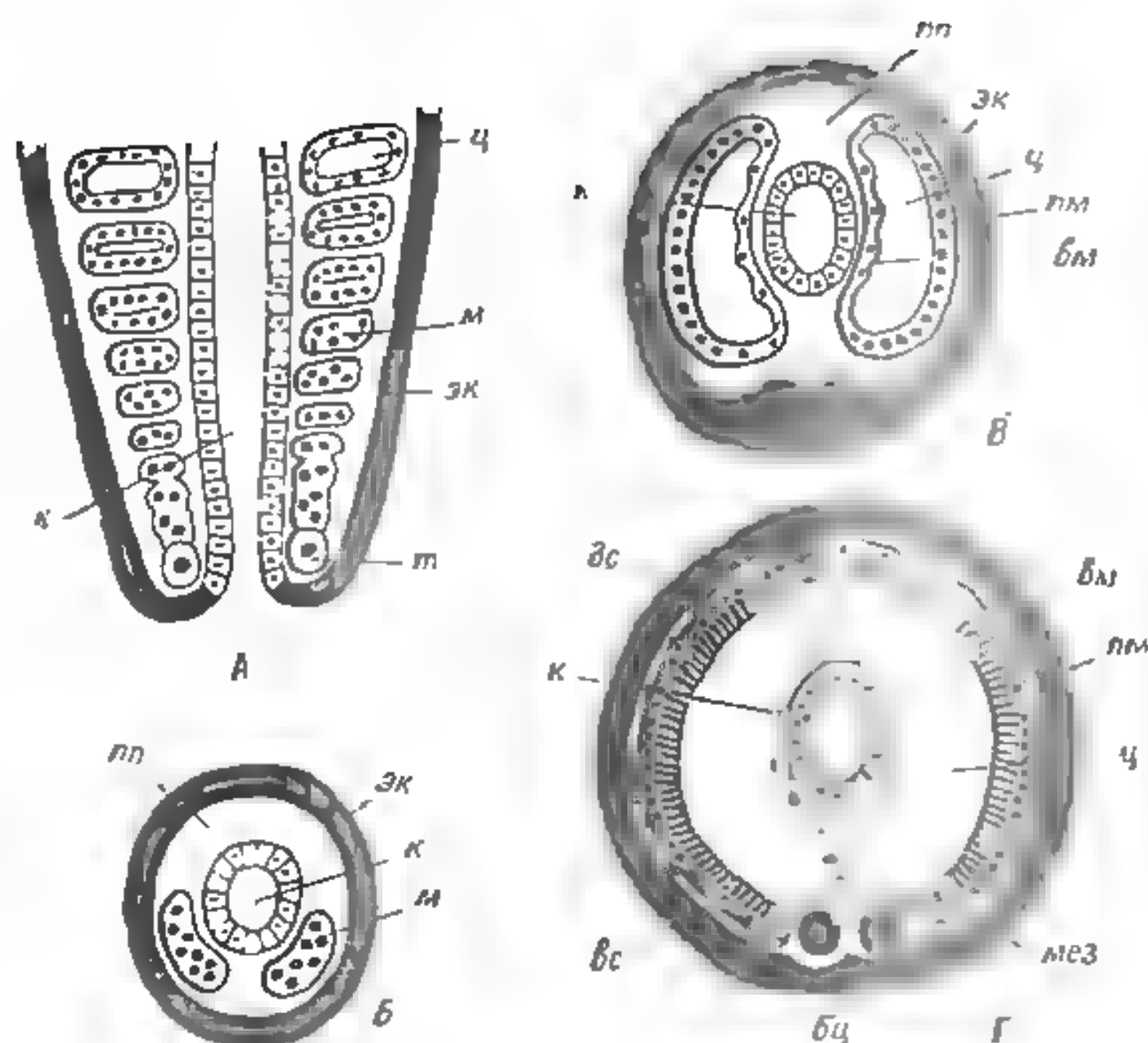


Рис. 75. Развитие целома у Кольчатых червей (по: Давыдов, 1914).

А — фронтальный разрез через задний конец; Б, В и Г — три поперечных разреза на разных уровнях от зоны роста. бч — брюшная цепочка, ем — висцеральный листок мезодермы, ес — вентральный продольный сосуд, дс — дорсальный продольный сосуд, к — кишка, м — мезодерма, мез — мезентерий, лм — париетальный листок мезодермы, лп — первичная полость тела, г — мезодермальный телобласт, ц — целом, эк — эктодерма.

начало нескольким энтеробластам. Признаками эктомезодермы считаются также ее возникновение в виде радиально-симметричного зачатка и ее мезенхимный характер, тогда как энтомезодерма образуется в форме более плотного билатерально-симметричного зачатка и дает начало целомическому эпителию. Хотя последнее не относится к Polycladida и Nemertini и не является вполне очевидным у Mollusca, Давыдов (1914) называет ее также целобластом. По мнению этого автора, мезенхима и целобласт не гомологичны друг другу, так как мезенхима уже имеется у Кишечнополостных, а целобласт появляется только у билатерально-симметричных животных; наличие целобласта при отсутствии целома объясняется предполагаемой вторичной утратой последнего. Эти представления уходят своими корнями в архичеломатную теорию, согласно которой все Bilateria с самого начала имели целом, развившийся из обособившихся гастральных карманов Кишечнополостных (критическая оценка этой теории будет дана позднее).

Однако различия между экто- и энтомезодермой сильно преувеличены и утрачивают свою значительность, если рассматривать всю мезодерму как производное периферического фагоцитобласта. Напомним, что у Немертин вся мезодерма имеет характер мезенхимы, а ее происхождение от эктодермальной или энтодермальной части бластулы не всегда можно определить. Микромеры 2-го и 3-го квартетов, от которых происходит мезенхима у других Spiralia, и 4-й квартет, к которому относится мезобласт 4d, располагаются в пограничной зоне между экто- и энтодермой. Беклемшев

(1964a) полагает, что для противопоставления этих двух частей мезодермы нет никаких оснований. Специального рассмотрения требует лишь один более частный, хотя и очень интересный вопрос, почему энтомезодерма, из которой развиваются мезодермальные органы большей части тела, представлена первоначально всего лишь одной клеткой 4d. Ответ на этот вопрос нужно искать в проморфологических особенностях низших Bilateria (см.: Иванова-Казас, 1981б, 1983).

По всей вероятности, фагоцителлообразные предки Bilateria были пелагическими радиально-симметричными животными, на переднем полюсе которых находились органы чувств и, возможно, примитивный нервный центр, а на заднем полюсе — рот (пищевые частицы подгонялись ко рту направленными назад ударами жгутиков или извлекались из водоворота, возникающего позади животного при плавании). После перехода к ползающему образу жизни один из полюсов стал брюшным, а противоположный — спинным; передний конец остался средоточием чувствительных элементов, но сюда же сместилось и ротовое отверстие, т. е. установилась билатеральная симметрия. Такая же смена симметрии происходит в онтогенезе и проявляется в описанном выше смещении бластопора на брюшную сторону и вперед. Достигается это смещение разрастанием постеродорсальной эктодермы, причем пролиферационная активность у наиболее продвинутых в эволюционном отношении Spiralia сосредоточивается в одной клетке 2d. Выработка билатеральной симметрии у взрослых животных нарушила и радиальную симметрию мезодермы. Особенно большое значение имело образование длинного послеротового отдела тела; возможно, потребовался дополнительный источник мезодермы, каковым сделался один из пограничных энтодермальных бластомеров, находящийся в том же постеродорсальном квадранте D. Но еще более вероятно, что первоначально от всех микромеров 4-го квартета происходили не только энтодермальные, но и мезодермальные клетки, а позднее эту морфогенетическую функцию сохранил только бластомер 4d.

Прогрессирующее в процессе филогенеза удлинение тела Кольчатых червей привело к тому, что деление первичных мезобластов приобрело телобластический характер. Наличие у Моллюсков мезодермальных полосок (хотя и коротких и не очень правильных) означает, по-видимому, что предки этих животных имели менее компактное, чем теперь, червеобразное тело.

Следует упомянуть, что у некоторых Полихет (например, Serpulidae) мезодермальные телобласты полностью истрачиваются на образование мезодермы самых передних (ларвальных) сегментов, а мезодерма последующих (постларвальных) сегментов развивается из эктодермы зоны роста. Здесь мы встречаемся с явлением подмены одного зачатка другим, которое было названо Цимкевичем (1908) меторизисом. Однако в данном случае меторизис не наносит большого ущерба теории зародышевых листков, так как происходит на постэмбриональной стадии разантия, когда зародышевых листков как таковых уже нет.

У Кольчатых червей (и Членистоногих) зона роста является важным элементом организации, и поэтому о ней следует сказать несколько подробнее. У Олигохет и Пиявок стадия, на которой появляется зона роста, эмбрионизирована. Возможно, поэтому деление сегментов на ларвальные и постларвальные у них выражено неясно. У большинства Полихет и Олигохет зона роста функционирует всю жизнь. У Пиявок зона роста прекращает свою деятельность еще у зародыша, так как количество сегментов, составляющих их тело, невелико и постоянно.

Способность к восстановлению утраченных частей у разных представителей типа Кольчатых червей выражена в разной степени. Она очень ограничена у Пиявок, а среди Полихет и Олигохет есть виды, у которых возможно развитие целого червя из небольшого фрагмента тела. При перерезке тела Полихеты в поперечном направлении на раневой поверхности каждой половины образуется регенерационная бластема, состоящая из слабо дифференцированных клеток, которые иногда называют, как

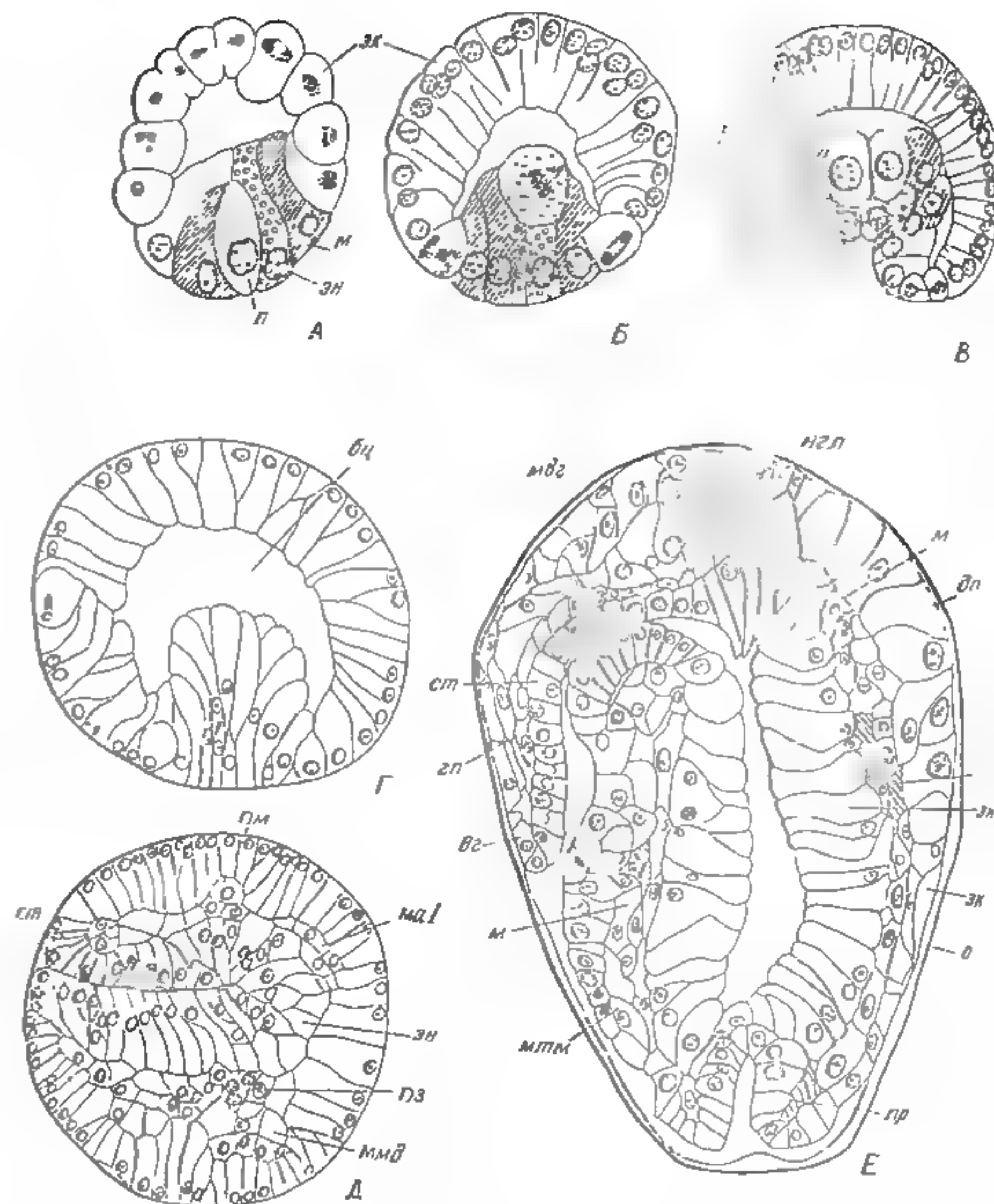


Рис. 77. Гастрюляция у *Cyclops* (А-Б) и *Artemia* (Г-Е) (по: Fuchs, 1914; Benesch, 1969).

бц — бластоцель, оз — верхняя губа, зп — ганглий пищевода, дп — дорсальная пластинка, м — мезодерма, мд — мезодерма 1-го антеннального сегмента, мдг — мезодерма верхней губы, мдм — мезодерма мандибулярного сегмента, мтм — метанауплиальная мезодерма, нгл — зачаток науплиального глаза, о — яйцевая оболочка, пз — половой зачаток, пм — преантенная мезодерма, пр — проктодеум, ст — стомодеум, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

редко. Иногда уходящие внутрь клетки уже дифференцированы как энтодермальные, мезодермальные и половой зачаток. У *Daphnia* гастрюляция имеет двухфазный характер — первой уходит внутрь мезодерма, потом энтодерма (в зимних яйцах *Daphnia* эти две фазы разделены диапаузой). У *Artemia* (отр. Anostraca) гастрюляция тоже имеет двухфазный характер: сначала на заднем конце зародыша погружаются внутрь клетки мезодермы, а затем на брюшной стороне инвагинирует энтодерма (рис. 77, Г, Д). Позднее на месте брюшной части blastopora образуется рот, а на месте задней — анус (Benesch, 1969). Однако у большинства Низших раков никакой связи между blastopora и отверстиями кишечника нет, blastoporalная область становится брюшной стороной зародыша.

У большинства Высших раков (Malacostraca) дробление завершается образованием blastoderm, а гастрюляция чаще всего происходит путем иммиграции. Сначала в blastoderm образуется местное сгущение клеток — зародышевое пятно (см. рис. 39), затем у заднего края зародышевого пятна обозначается blastoporalная область, из которой и начинается миграция клеток, распространяющихся между blastoderm и желтком. Оставшаяся на поверхности часть blastoderm становится эктодермой. У *Igopa* (отр. Isopoda) передний край blastoporalной области ограничен дугообразной группой крупных клеток — эктодермальных телобластов, а в передней части зародышевого пятна различаются два центра митотической активности — области головных лопасти (зачатков передней части мозга — протоцеребрума — и сложных глаз). Клетки, уходящие внутрь, представляют собой мезэнтодерму, но иногда еще до начала гастрюляции в зародышевом пятне дифференцируются группы клеток, соответствующие различным зачаткам. Так, у Мизиды *Hemimysis* зародышевое пятно имеет форму подковы с раздвинутыми концами, в средней части которой лежат 12 клеток полового зачатка, а позади них — клетки энтодермы, отличающиеся тем, что рано начинают захватывать гранулы желтка (рис. 78, А). По переднему краю „рук“ подковы располагаются эктодермальные телобласты, а задние их края состоят из мезодермальных клеток. У концов „рук“ зародышевого пятна находятся два более слабых сгущения эктодермальных клеток — головные лопасти (Mantou, 1928). В процессе гастрюляции в середине зародышевого пятна образуется blastoporalная ямка, из которой начинается миграция клеток (рис. 78, Б-Г). Энтодермальные клетки рассеиваются по поверхности желтка, не проникая в него; мезодермальные клетки образуют рыхлую массу, из которой выделяется 8 крупных телобластов; более мелкие „нетелобластные“ мезодермальные клетки распространяются вперед (в область будущих науплиальных сегментов). Смещается вперед и половой зачаток, имеющий вид компактной группы клеток. После завершения этих процессов эктодермальные телобласты образуют кольцо, в центре которого позднее происходит впячивание проктодеума.

У Речного рака (*Astacus*) на зародышевом пятне образуется 5 уплотнений: сзади находится blastoporalная область, непосредственно перед ней — парный торако-абдоминальный зачаток, из которого впоследствии развиваются абдомен и часть торакса, и пара головных лопасти спереди. В blastoporalной области происходит впячивание энтодермы, а из переднего края blastopora мигрируют клетки мезодермы (Reichenbach, 1888). Ротолое отверстие образуется у Речного рака и других Malacostraca в передней части зародышевого пятна далеко от blastoporalной области, на месте последней возникает анальное отверстие, подле которого лежат эктодермальные и мезодермальные телобласты (рис. 79).

У Низших раков из яйца выходит личинка (науплиус), тело которой состоит всего лишь из трех сегментов, но на заднем конце имеется зона роста, последовательно образующая все остальные (метанауплиальные) сегменты. Гиподерма зоны роста внешне мало отличается от остальной (по всей вероятности, для обнаружения ее отличительных особенностей нужны специальные цитологические исследования,

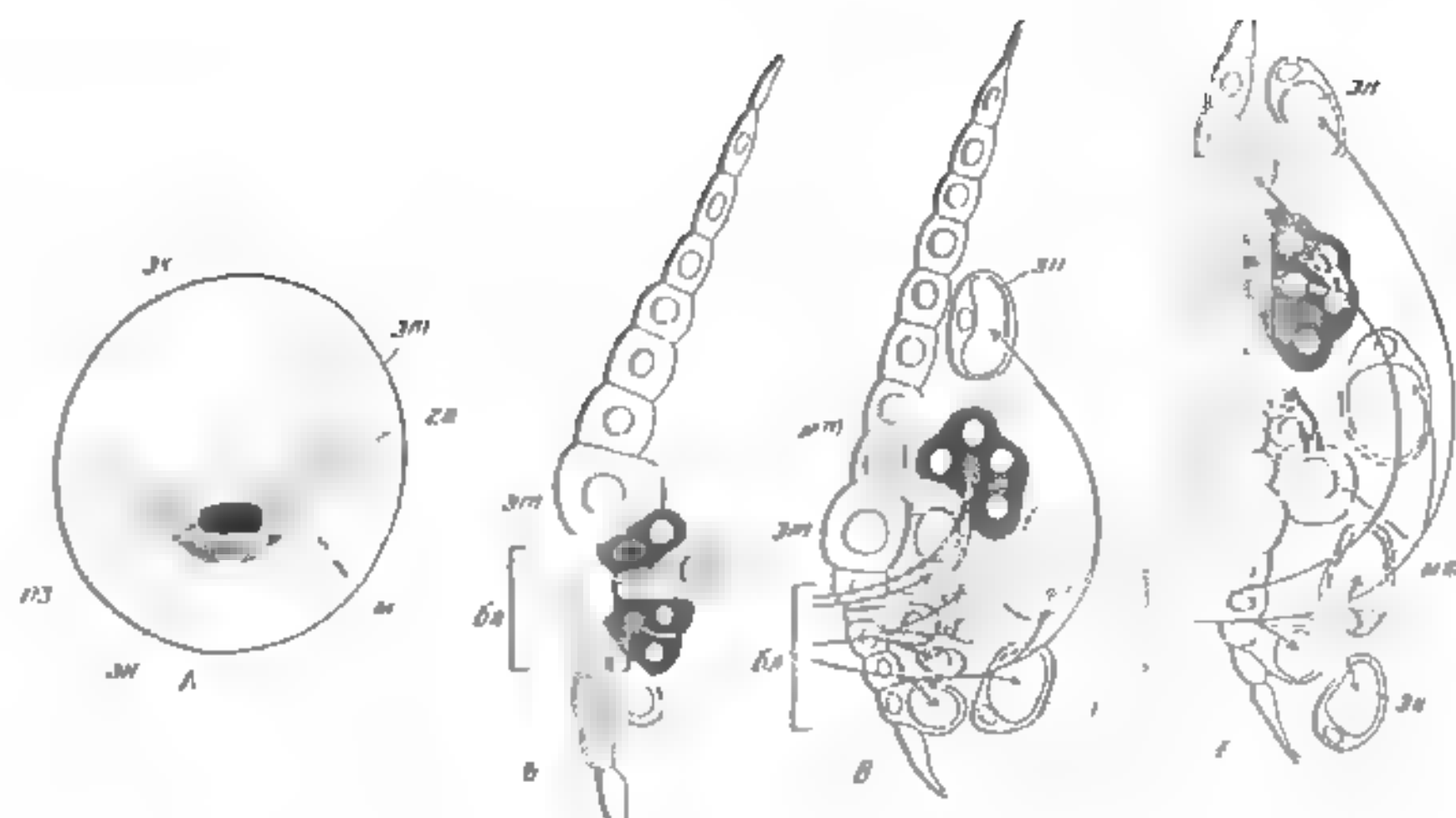


Рис. 78. Гастрюляция у *Hemimysis lamornae* (по: Mantou, 1928).

А — расположение зачатков в зародышевом пятне, Б-Г — последовательные стадии инвагинации клеток на схематическом сагитальном разрезе. бл — blastopore, gl — головные лопасти, м — мезодерма, мг — мезодермальные телобласты, лз — половой зачаток, эк — эктодерма, зт — эктодермальные телобласты. Стрелки показывают направление движения клеток.

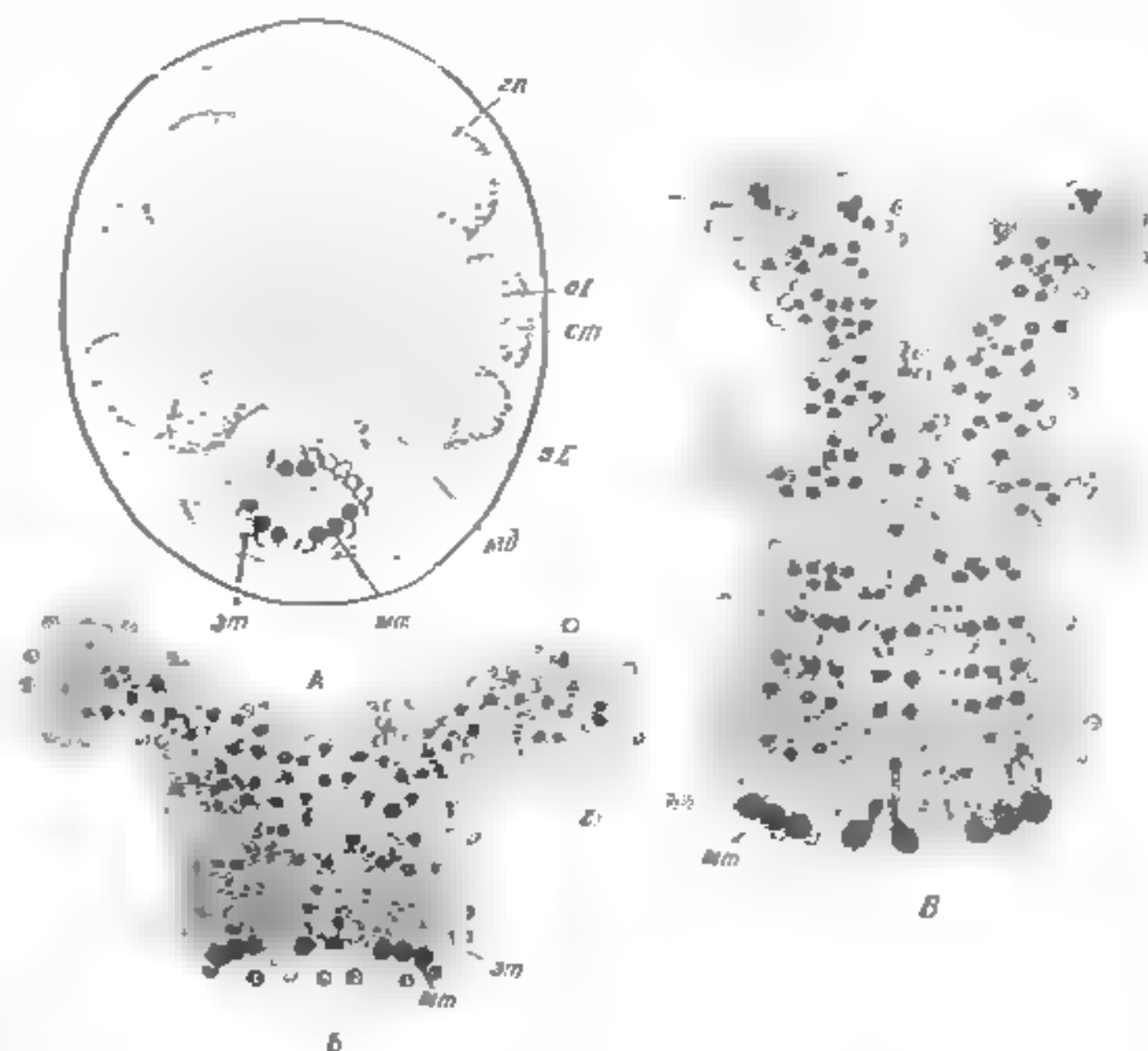


Рис. 79. Телобласты в развитии Высших раков.

А — зародышевое пятно Краба *Neptocarpus* (по: Oishi, 1959), Б и В — ранняя и средняя зародышевая полоска *Asellus aquaticus* (по: Weygoldt, 1960). а1, аII — зачатки антенн I и II, gl — головные лопасти, мз — зачатки мандибул, мг — мезотелобласты, ст — стомодерма, зт — эктотелобласты.

которые пока не проведены). У Высших раков эти две части эктодермы четко разграничены, так как метанеуплиальная ее часть представлена эктотелобластами, которые вместе с мезотелобластами составляют зону роста. Количество эктодермальных телобластов довольно велико и варьирует от 15 у *Hemimysis* до 21-25 у *Asellus*; число мезодермальных телобластов всегда равно восьми. В результате деления эктодермальных и мезодермальных телобластов зародышевое пятно вытягивается и преобразуется в зародышевую полосу. Деятельность телобластов обычно начинается еще во время эмбрионального развития, почему из яиц Высших раков чаще всего выходят личинки со значительным или даже полным количеством сегментов. Поскольку у Низших раков и других Членистоногих телобластов нет, имеются все основания считать, что они возникли у Высших раков независимо от таковых Кольчатых членистоногих (McMurrich, 1895; Weygoldt, 1963; Dohle, 1972). Зародышевая полоска растет сначала преимущественно в длину, но потом начинает разрастаться и в ширину, покрывая все большую поверхность желтка. Этот процесс на первый взгляд напоминает эпиболию, но имеет противоположную направленность и может быть назван энтепиблией, так как зародышевая полоска формируется не на анимальном полюсе, а на вегетативном, и завершается этот процесс не замыканием blastopore, а замыканием спины.

За счет эктодермы у Ракообразных (и других Членистоногих) развиваются, помимо гиподермы, нервная система, органы чувств, передняя и задняя кишка. Из-за большого количества желтка часть энтодермальных клеток играет роль вителлофагов. Иногда в конце развития эти клетки включаются в состав средней кишки, в других случаях они настолько специализированы, что, выполнив свою функцию, погибают. Таким образом, энтодерма разделяется на желточную и кишечную, причем первая иногда развивается раньше и независимо от последней, и гастрюляция становится двухфазной (Weygoldt, 1960; Fioroni, 1970a, 1970b; Zilch, 1975). Описаны также вителлофаги мезодермального происхождения. Из мезодермы формируются целомические мешки, но существуют они недолго и вскоре разрушаются, так что возникает смешанная полость тела — миксоцель. Из их остатков развиваются мышцы, стенки кровеносных сосудов, кровяные клетки и другие виды соединительной ткани, а также органы выделения (антеннальные и максиллярные железы).

Среди современных Хелицеровых наиболее примитивными являются Мечехвосты (класс *Xiphosura*). Развитие этих архаических животных представляет интерес, так как дает ключ к пониманию существующих у Паукообразных двух различных способов развития зародышевых листков. Яйца Мечехвостов крупные (до 3,35 мм в диаметре у *Limulus polydora*) и по своей структуре занимают промежуточное место: они содержат слишком много желтка, чтобы считаться изолецитальными, но не имеют характерной для центролецитальных яиц периплазмы. Тем не менее дробление у *Limulus* полное, хотя и неправильное; оно завершается образованием морулы, состоящей из многих тысяч клеток, причем у поверхности располагаются более мелкие клетки, содержащие сравнительно немного желтка. Образование зародышевых листков происходит у *Limulus* путем деламинации — поверхностный слой клеток дает эктодерму, а внутренняя масса крупных, богатых желтком клеток — энтодерму. Но в одном месте появляется зародышевое пятно; здесь между экто- и энтодермой находится группа мезодермальных клеток, отличающихся средними размерами и большим количеством базофильной цитоплазмы (рис. 80, А). Граница между зародышевыми листками долгое время остается нерезкой. Образовавшиеся таким образом мезодермальные клетки группируются в 4 пары ясно очерченных первичных (ларвальных) сомитов, но в задней части зародышевого пятна тоже имеется сгущение клеток. Здесь происходит иммиграция вторичной (постларвальной) мезодермы. Вскоре этот процесс сосредоточивается

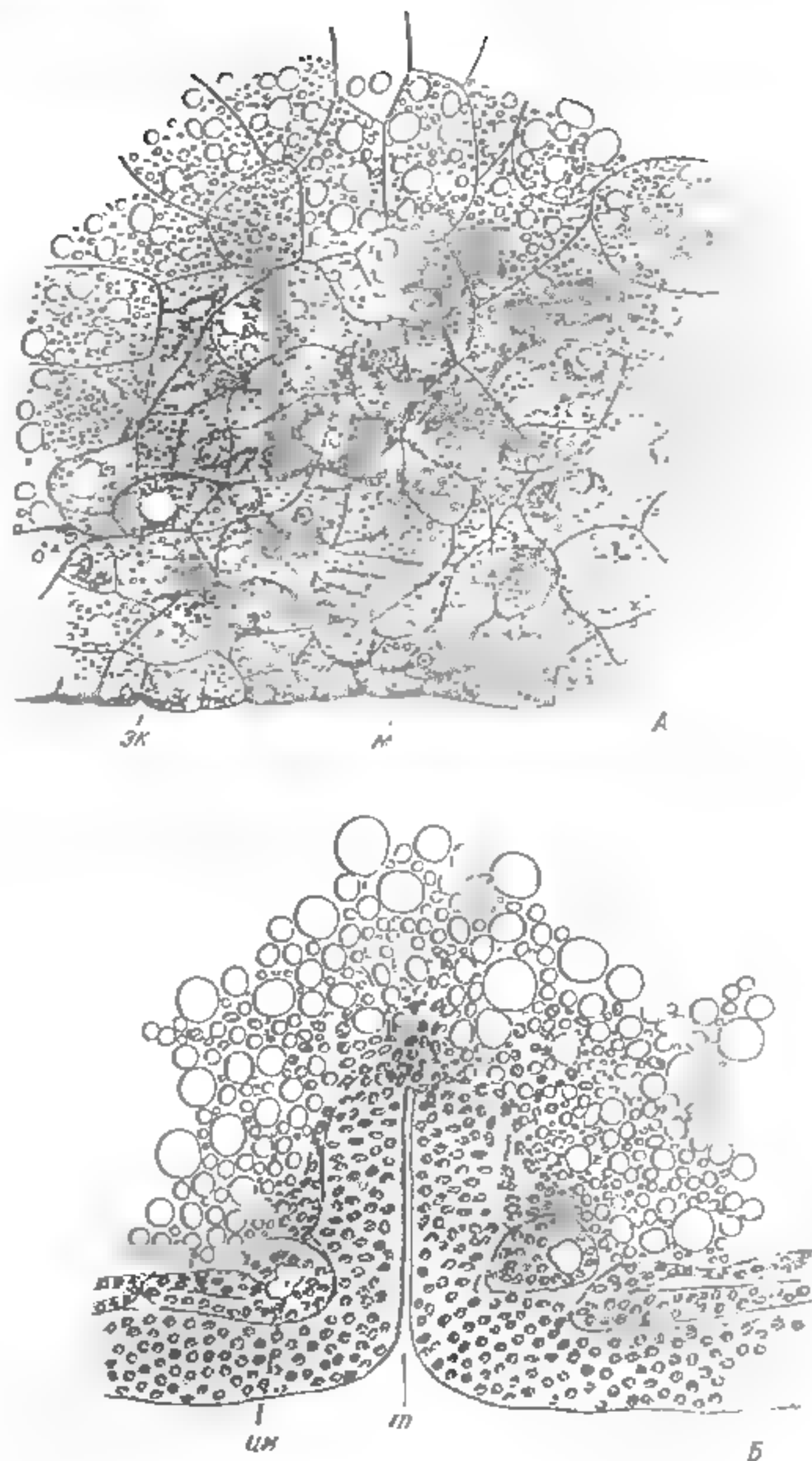


Рис. 80. Образование зародышевых листков у *Limulus moluccanus* (по: Иванов, 1933).

А — морульная деляминация, Б — образование постларвальной мезодермы (поперечный разрез через телопор). м — мезодерма, т — телопор, цм — целомический мешок, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

в узкой медианной области, где образуется щелевидная ямка — телопор (рис. 80, Б). Из вторичной мезодермы формируются целомические мешки, располагающиеся справа и слева от телопора концентрическими полукольцами. Эта мезодерма входит в состав постларвальных сегментов. После образования полного количества сегментов телопор исчезает (Иванов, 1933).

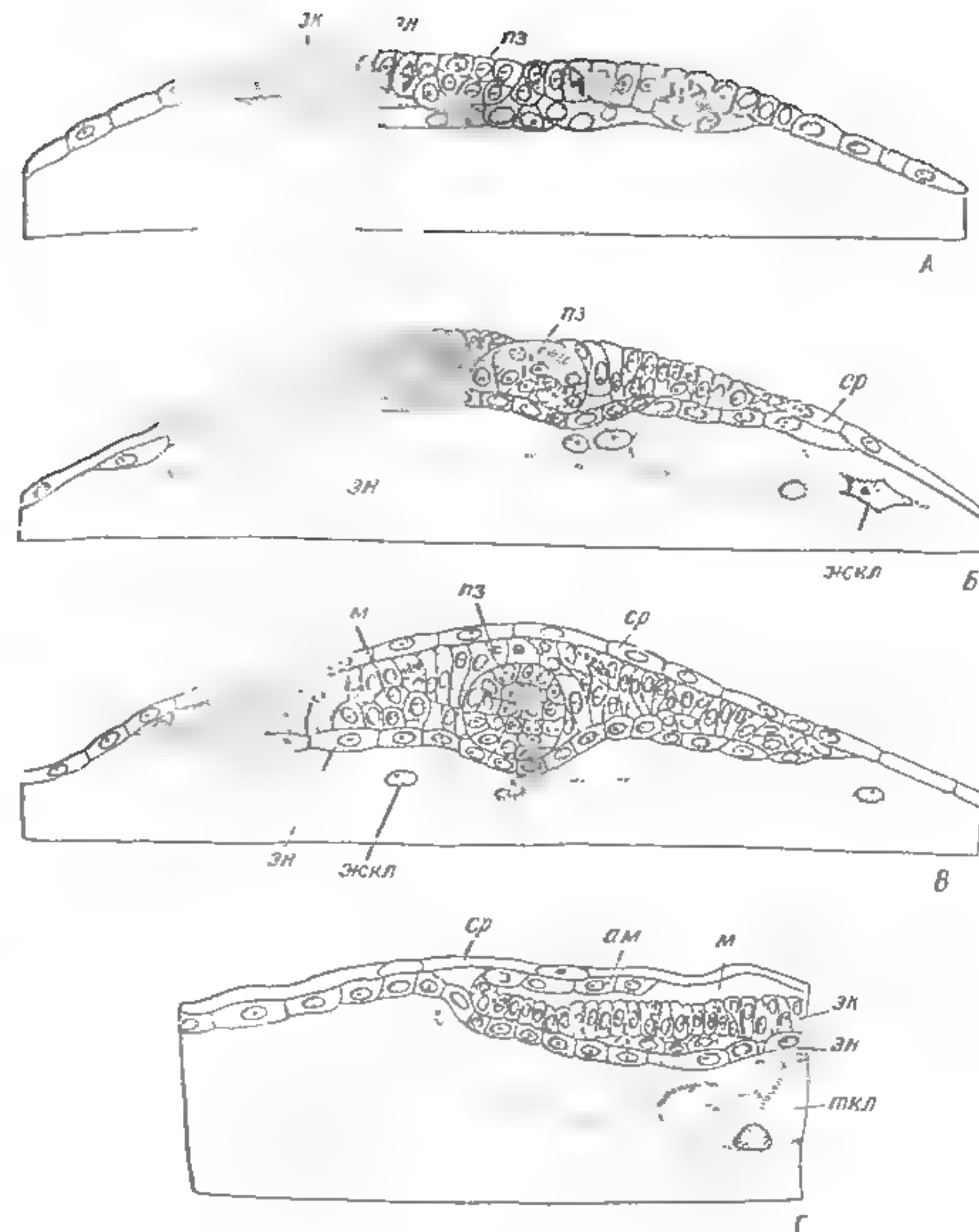


Рис. 81. Образование зародышевых листков и эмбриональных оболочек у *Euscorpius carpathicus* (по: Brauer, 1895).

А—Г — последовательные стадии развития. ам — амнион, жкл — желточные клетки, м — мезодерма, пз — половой зачаток, ср — сероза, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

Таким образом, телопор Мечехвостов представляет собой зону роста. Образование постларвальной мезодермы из эктодермы в области телопора напоминает аналогичный процесс у некоторых Полихет и Низших раков, но не требует дедифференциации клеток личиночных кожных покровов, так как протекает на эмбриональной стадии развития. Можно предположить, что клетки телопора еще не являются настоящей эктодермой и обладают широкими потенциями blastoporal области.

У Скорпионов в результате дискоидального дробления формируется бластодиск, покрывающий сначала лишь небольшую часть поверхности желтка (рис. 81). Центральная часть бластодиска становится многослойной, после чего путем деламинации обособляются эктодерма, желточная и кишечная эктодерма, мезодерма и половой зачаток. Эктодерма разделяется на зародышевую и внезародышевую части (последняя дает материал эмбриональных оболочек — амниона и серозы). Затем бластодиск удлиняется и преобразуется в сегментированную зародышевую полосу. Сначала он подразделяется двумя поперечными бороздками на три отдела, средний из которых представляет собой сегмент педипал. Позднее впереди от него обособляется сегмент хелицер, а сзади один за другим все остальные сегменты тела. Так как зародышевая полоска удлиняется преимущественно в заднем направлении, можно предположить, что на ее заднем конце имеется зона роста. Одновременно с удлинением зародышевой полоски происходит обрастание желтка, по поверхности которого сначала распространяются эктодерма и сероза, а позднее — эмбриональная эктодерма. Это завершается включением желтка в тело зародыша и его рассасыванием (Brauer, 1895).

Таким образом, в развитии Скорпионов наблюдаются два параллельно протекающих процесса: 1) унаследованное от форм, близких к Мечехвостам, образование зародышевых листков путем деламинации и 2) антиэпителическое обрастание желтка бластодиском, возникшее после выработки дискоидального дробления.

У Пауков дробление типично поверхностное. Еще во время формирования бластодермы часть энергид дробления задерживается в желтке и превращается в первичные желточные клетки, выполняющие функции вителлофагов, что можно рассматривать как 1-ю фазу гастрюляции. Дальнейшие процессы образования зародышевых листков сопровождаются сложными перемещениями клеток и изменениями внешней формы зародыша, из-за чего разобраться в них удалось только после применения метода нанесения цветных меток на поверхность бластодермы (Holm, 1949–1952). Сначала в бластодерме образуется зародышевое пятно с бластопоральной ямкой в центре. Последняя отмечает положение вегетативного полюса и заднего конца зародыша. В это время происходит перемещение клеток от анимального полюса к вегетативному и миграция их через бластопоральную ямку внутрь. Вследствие этого зародышевое пятно становится двуслойным. После прекращения иммиграции бластопоральная ямка исчезает. Часть ушедших внутрь клеток становится вторичными вителлофагами, а остальные представляют мезэнтодерму. Особенно большое скопление внутренних клеток образуется у будущего дорсального края зародышевого пятна; оно хорошо различается внешне и получило название *capitulus primitivus* — первичный узелок (рис. 82, А, Б); состоит оно только из эктодермальных клеток. Клетки внутреннего листка постепенно распространяются под эктодермой, двигаясь к анимальному полюсу; одновременно происходит разделение эктодермы и мезодермы, причем последняя локализуется только в брюшной части зародыша. В то же время эктодерма как бы разрывается на спинной стороне и тоже стягивается к брюшной стороне, где образуется зародышевая полоска (рис. 82, В, Г). Остальная поверхность зародыша, где эктодерма отсутствует, а поверх желтка имеется только эктодерма, получила название дорсального поля. Лишь в конце эмбрионального развития, когда зародышевая полоска начинает разрастаться в ширину, эта „прореза“ на спине исчезает.

Распределение различных зачатков на поверхности зародыша до гастрюляции и во время формирования зародышевой полоски показано на рис. 82, Д, Е.

Возникшая таким образом зародышевая полоска сильно удлиняется, так что ее передний конец переходит на спинную сторону, приближается к заднему концу и расчленяется на сегменты, которые соответствуют переднему отделу тела — просоме, а на заднем конце (на месте бывшего зародышевого пятна) образуется так

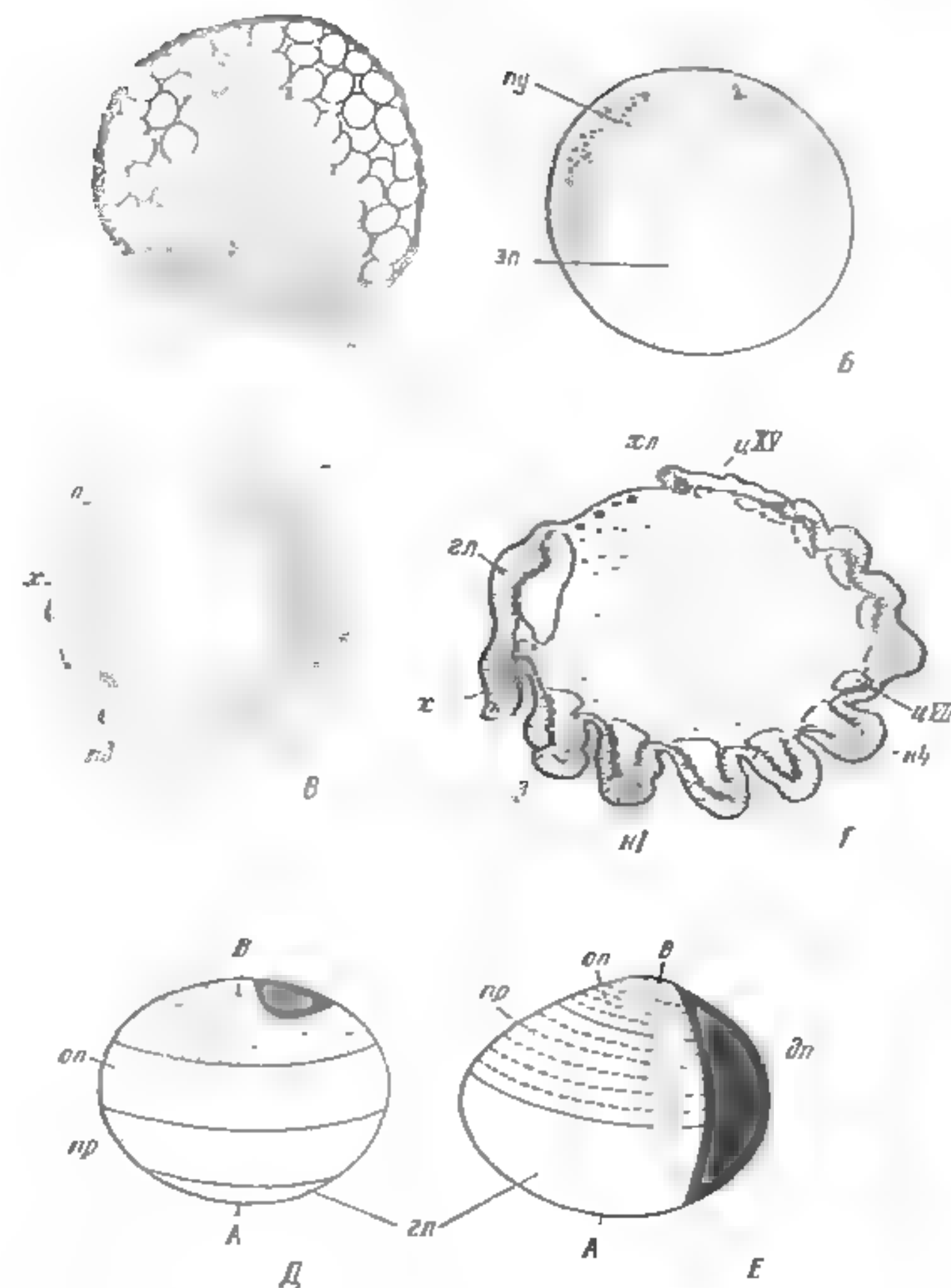


Рис. 82. Развитие Пауков.

А — сагиттальный разрез через зародыш *Pholcus phalangioides* на стадии образования первичного узелка (по: Морин, 1888), Б — зародыш *Agelena labyrinthica* (вид с вегетативного полюса, — по: Kautzsch, 1910), В — зародыш *Cyriopeltis salei* на стадии формирования зародышевой полоски (по: Seitz, 1966), Г — поздний зародыш *Agelena* на продольном разрезе (по: Wallstabe, 1908), Д — изменения в расположении зачатков на поверхности зародыша *Agelena* до и после гастрюляции (зародыш изображен в естественном положении — вегетативным полюсом каерху, — по: Holm, 1949–1952). А — анимальный полюс, ал — анальная лопасть, В — вегетативный полюс, гл — головная лопасть, дп — дорсальное поле, зп — зародышевое пятно, н1, н4 — зачатки ног, оп — опистосомы, пд — зачаток педипальпы, пр — просома, лу — первичный узелок, х — зачаток хелицер, хл — хвостовая лопасть, uVII, uXV — целомы 7-й и 15-й пары.

называемая хвостовая лопасть, которая функционирует как зона роста; вперед от нее один за другим формируются сегменты опистосомы. Потом зародышевая полоска укорачивается и начинает расти в ширину, что и приводит к замыканию спины.

По характеру гастрюляции Пауки сильнее отличаются от Мечехвостов, чем Скорпионы; основным способом образования зародышевых листков у них является иммиграция, что связано с поверхностным дроблением, но у них, как

и у Мечехвостов, имеется четко выраженная зона роста, которая определяет положение заднего конца и анального отверстия.

Стомодеем образуется на переднем конце зародышевой полости, а проктодеум — на ее заднем конце. Из эктодермы образуются также нервные ганглии, легочные мешки и трахеи. Энтодерма, покрывающая желток с поверхности, преобразуется в среднюю кишку (желудок, печень) и мальпигиевы сосуды. Участие вителлофагов в формировании средней кишки трактуется разными авторами по-разному. Ремпель (Rempel, 1957) полагает даже, что средняя кишка развивается целиком из вителлофагов, а внутренний листок представляет собой исключительно мезодерму. В мезодерме образуются недолговечные целомические полости (рис. 82, В); к числу производных мезодермы относится у Пауков так называемое жировое тело.

У низших представителей подтипа Трахейнодышащих — Многоножек — гаструдия тоже протекает по-разному, и мы ограничимся рассмотрением только двух примеров.

В бластодерме *Polydesmus* (подкласс Diplopoda) образуется зародышевая полоска с утолщением вдоль медианной линии. Это утолщение погружается под бластодерму и дает зачаток средней кишки (т. е. энтодерму). Образующуюся в это время медианную бороздку Лигнау (1912) трактует как щелевидный бластопор. Потом эта бороздка сглаживается, а на ее переднем и заднем конце образуется стомо- и проктодеум. Мезодерма возникает у *Polydesmus* путем выселения клеток из всей зародышевой полоски. Из этой мезодермы формируются сомиты нескольких передних сегментов, после чего вступает в действие зона роста.

Очень своеобразно протекает образование зародышевых листков у *Rhysida* (подкласс Chilopoda). По описанию Иванова (1940), у этой Сколопендры сперва образуется зародышевое пятно с бластопоральной ямкой посередине (рис. 83; в отличие от Пауков на месте этой бластопоральной ямки впоследствии развивается стомодеум). Последняя принимает щелевидную форму и из нее начинается выселение клеток желточной энтодермы и мезодермы передних 6 сегментов. Затем появляется зона роста, благодаря деятельности которой зародышевое пятно превращается в зародышевую полоску и образуется мезодерма еще 20 сегментов. Но еще до завершения этого процесса позади зоны роста появляется так называемый проктодеальный зачаток — ямка, являющаяся фактически частью бластопора, из которой выселяются клетки кишечной энтодермы и мезодермы последних трех сегментов. Таким образом, весь процесс гаструдии у *Rhysida* можно разделить на три фазы: 1) образование желточной энтодермы и мезодермы передних сегментов, 2) образование мезодермы промежуточных сегментов из зоны роста и 3) образование кишечной энтодермы и мезодермы задних сегментов. Деятельность зоны роста стала у *Rhysida* составной частью гаструдии. При этом „первичный“ бластопор оказался как бы разорванным на две части вклинившейся между ними зоной роста, которая в отличие от всех рассмотренных ранее случаев не занимает терминального положения. Как могли возникнуть такие необычные отношения, неясно.

У высших Трахейнодышащих — Крылатых насекомых (подкласс Pterygota) дробление яйца протекает, за редкими исключениями, по поверхностному типу и завершается образованием бластодермы. При этом образуются как первичные, так и вторичные желточные клетки (последние мигрируют в желток уже из сформированной бластодермы). Следует заметить, что участие желточных клеток в развитии Насекомых не исчерпывается функцией вителлофагов. Желточные клетки образуют синцигий, или желточную систему, которой приписывается важная роль в физиологии развития; она обладает способностью к активным сокращениям, которые играют важную роль в формировании зародышевой полоски и ее перемещениях во время бластокинеза (см.: Сounce, 1961, 1973).

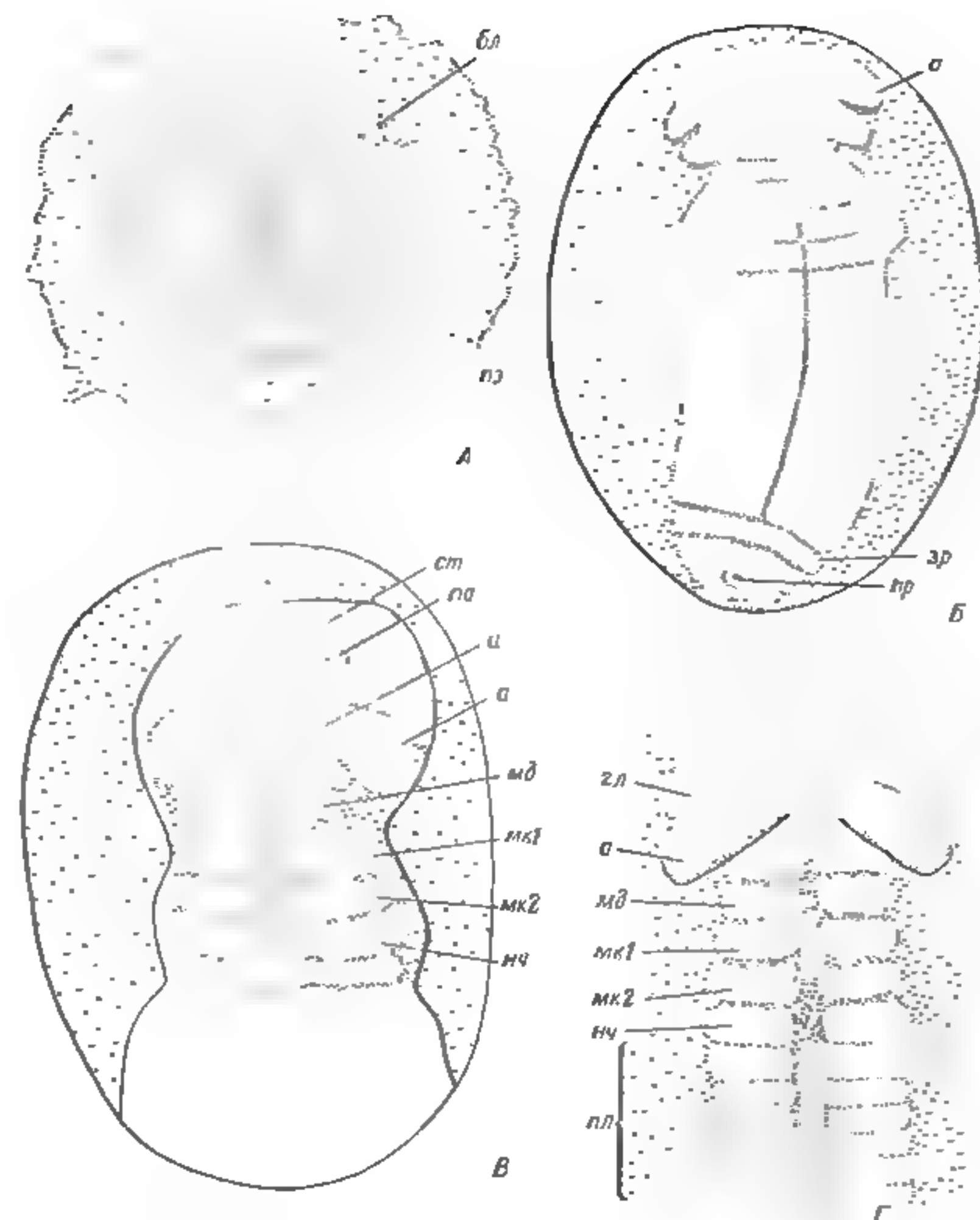


Рис. 83. Развитие Сколопендры *Rhysida* (по: Иванов, 1940).

А — зародышевое пятно, Б — зародышевая полоска с зоной роста, В и Г — передний конец зародышевой полоски на двух стадиях развития. а — антенна, бл — бластопоральная ямка, зл — генитальная лопасть, зр — зона роста, и — интеркалярный сегмент, мд — мандибулярный сегмент, мк1, мк2 — максиллярные сегменты, нч — сегмент ногоchelюстей, пр — проктодеум, ст — стомодеум.

Вскоре бластодерма подразделяется на зародышевую полоску и внезародышевую (экстраэмбриональную) часть. Краузе (Krause, 1939) различает зародышевые полоски трех типов: короткие, полудлинные и длинные. Короткие зародышевые полоски имеют дисковидную или сердцевидную форму и состоят из головных лопастей и зоны роста; полудлинные содержат между головными лопастями и зоной роста несколько сегментов, длинные зародышевые полоски с самого начала содержат материал всех сегментов тела, хотя появление межсегментных борозд начинается на переднем конце и постепенно распространяется назад. Короткие и полу-

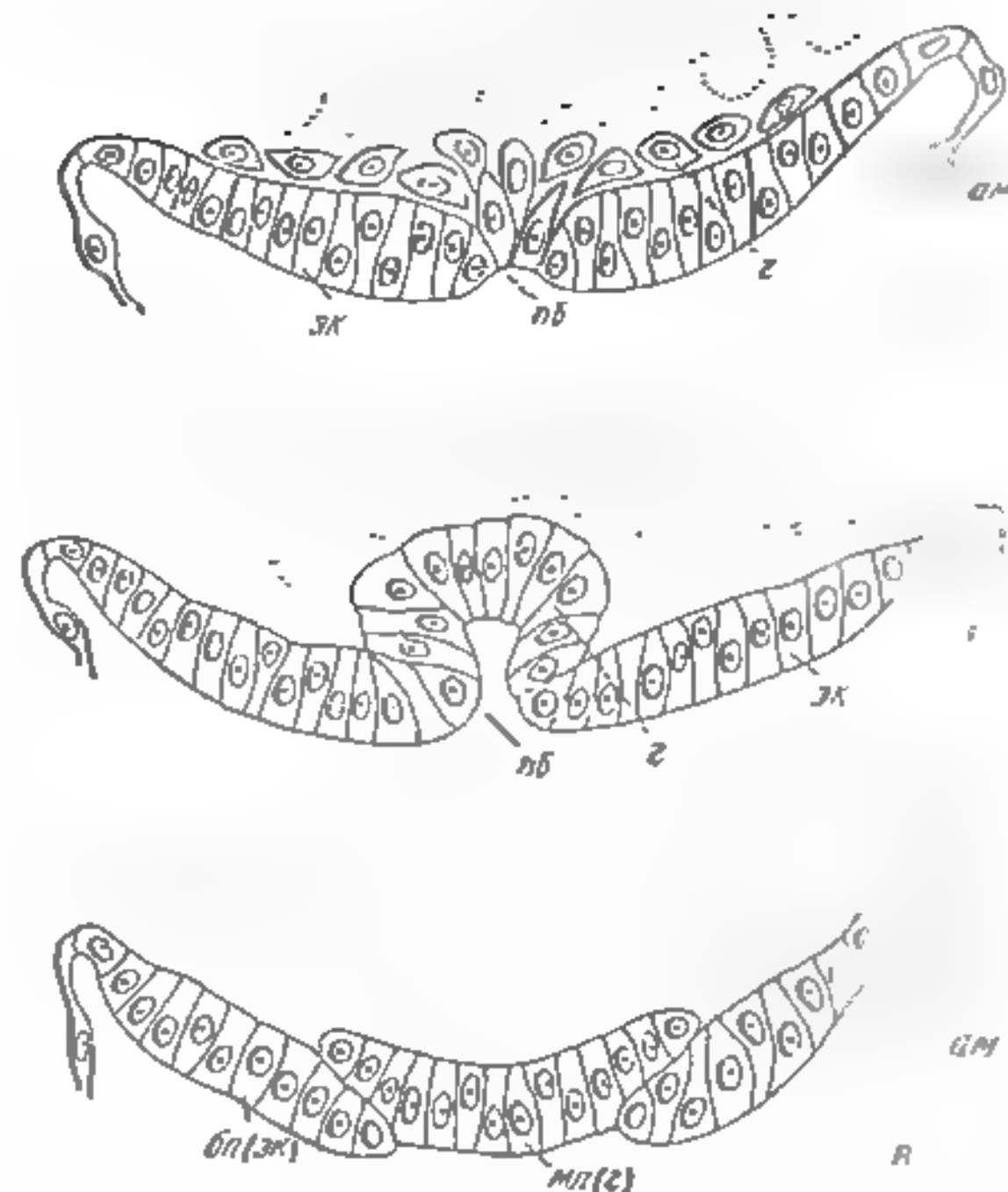


Рис. 84. Основные способы образования гипобласта у Насекомых на схематических поперечных разрезах.

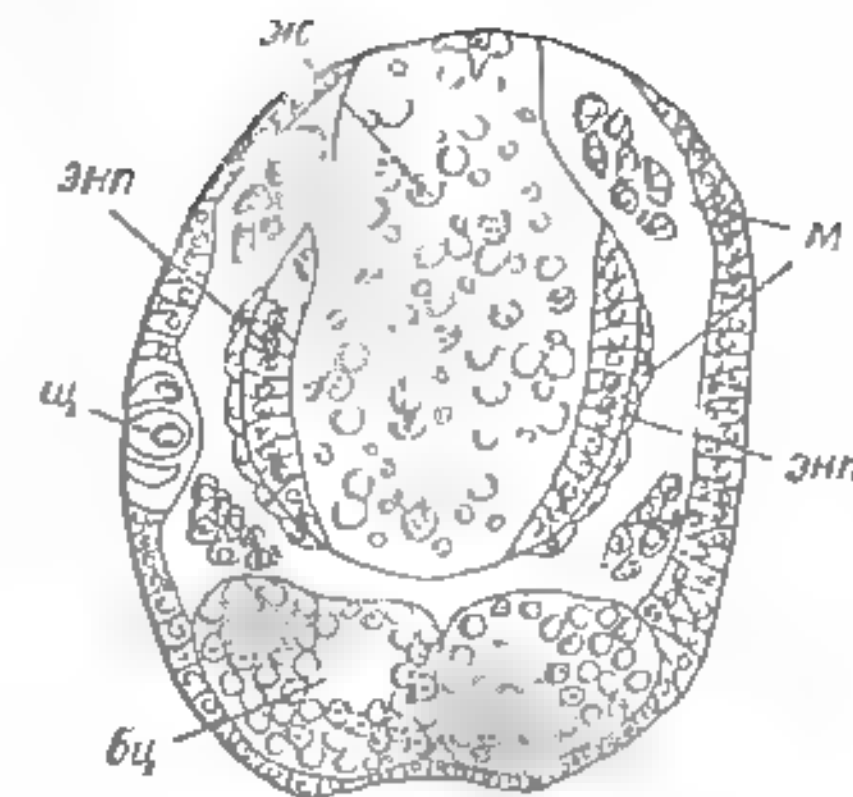
А — иммиграция клеток из первичной бороздки, Б — желобообразное влячивание медианной части зародышевой полоски, В — погружение медианной пластинки. ам — амнион, бл — боковая пластинка, з — гипобласт, мл — медианная пластинка, пб — первичная бороздка, эк — эктодерма.

длинные зародышевые полоски встречаются преимущественно у Насекомых с неполным превращением (Hemimetabola), а длинные характеризуют Насекомых с полным превращением (Holometabola). По мнению Краузе, эволюция зародышевых полосок происходила от короткого типа к длинному, а Иванов (1940, 1944, 1945) полагает, что примитивными следует считать полудлинные зародышевые полоски, уже содержащие 5 сегментов. Бесспорным остается факт, что полное исчезновение зоны роста есть вторичное явление.

Формирование зародышевых листков происходит в медианной части зародышевой полоски (в тех случаях, когда зародышевая полоска удлиняется за счет зоны роста, эти процессы в задней ее части, естественно, запаздывают). Прежде всего обособляются два слоя клеток, которые у разных Насекомых содержат материал разных зародышевых листков, и потому их можно условно обозначить как наружный и внутренний — эпибласт и гипобласт. Существуют три основных способа образования гипобласта, которые можно рассматривать как модифицированные иммиграцию, инвагинацию и эпиволию. Чаще всего клетки гипобласта мигрируют под эпибласт из медианной первичной бороздки (рис. 84, А). У некоторых Жуков и Мух в медианной части зародышевой полоски образуется желобообразное влячивание (рис. 84, Б), которое иногда даже замыкается в трубку, но потом распадается на отдельные клетки. Наконец, у некоторых Бабочек и Перепончатокрылых процесс протекает по типу эпиволии: две продольные бороздки разделяют

Рис. 85. Поперечный разрез через зародыш *Anopheles* (по: Иванова-Казас, 1949).

бл — брюшная цепочка, ж — желток, м — мезодерма, щ — клетки-щетинообразовательницы, энп — энтодермальные пластинки.



зародышевую полоску и две латеральные и одну медианную пластинки, после чего латеральные пластинки нарастают на медианную с боков и накрывают ее (рис. 84, В). Во всех трех случаях материал гипобласта располагается сначала в медианной части зародышевой полоски, которую следует считать blastoporeальной областью. На переднем и заднем конце этой области впоследствии происходит впячивание стомо- и проктодеума.

У Таракана *Blattella*, Бабочек, Мух, некоторых Перепончатокрылых гипобласт представляет собой мезэнтодерму, причем материал энтодермы чаще всего располагается биполярно — на переднем и заднем конце, иногда (у *Blattella*) передний и задний энтодермальные зачатки связаны узким медианным тяжем, а эпибласт представляет эктодерму. Но у большинства Насекомых гипобласт состоит только из мезодермы, а энтодерма остается в составе эпибласта у переднего и заднего конца blastoporeальной области, уходит внутрь независимо от мезодермы и очень часто оказывается включенной в дно стомо- и проктодеальных влячиваний. Энтодерма обособляется как разрастание дна этих влячиваний и начинает распространяться по поверхности желточного синцития с двух концов. Такой способ обособления энтодермы можно охарактеризовать как плотное биполярное вращение. Обычно обе возникающие таким путем массы энтодермальных клеток принимают форму подков, концы которых растут навстречу друг другу между мезодермой и желтком с двух сторон зародышевой полоски (рис. 85). После того как эти энтодермальные тяжи встретятся друг с другом в средней части зародыша, они начинают расти в ширину, покрывают всю поверхность желточного синцития и образуют среднюю кишку.

Эти факты получили различную интерпретацию. Пионер изучения эмбриологии Насекомых Ковалевский (1886), базируясь на своих наблюдениях над развитием Мухи, рассматривал первичную бороздку как сильно вытянутый blastopore, на концах которого образуется (как у некоторых Кончатых червей) рот и анус. Мезодерма уходит внутрь по всей длине blastopore, из-за сильного вытягивания которого энтодерма разорвалась на два зачатка. Такое представление о гаструляции Насекомых поддерживали Уилер (Wheeler, 1893), Иванов (1940) и Юра (Jura, 1956).

Иная точка зрения была выдвинута Геймонсом (Heymons, 1895), который придавал большое значение наиболее распространенному у Насекомых способу развития средней кишки из внутренних концов эктодермальных стомо- и проктодеума. По Геймонсу, энтодерма представлена у Насекомых желточными клетками (так что зародыш на стадии blastoderm является не blastula, а уже gastrula), средняя же кишка развивается из эктодермы. Косвенное подтверждение таких представлений можно видеть в развитии Стрекоз, у которых средняя часть средней кишки формируется за счет желточных клеток, а ее концы — из клеток, происходящих от стомо- и проктодеума (Чупрова, 1903). Образование средней кишки при участии желточных клеток отмечено также у Прямокрылых *Melanopus* и *Tachycines* (Stuart, 1935; Ibrahim, 1958). У жинородящего Насекомого *Xenos* (отряд Strepsiptera) весь желток распадается на 3-4 крупные клетки, из которых формируется „первичная“ средняя кишка, которая

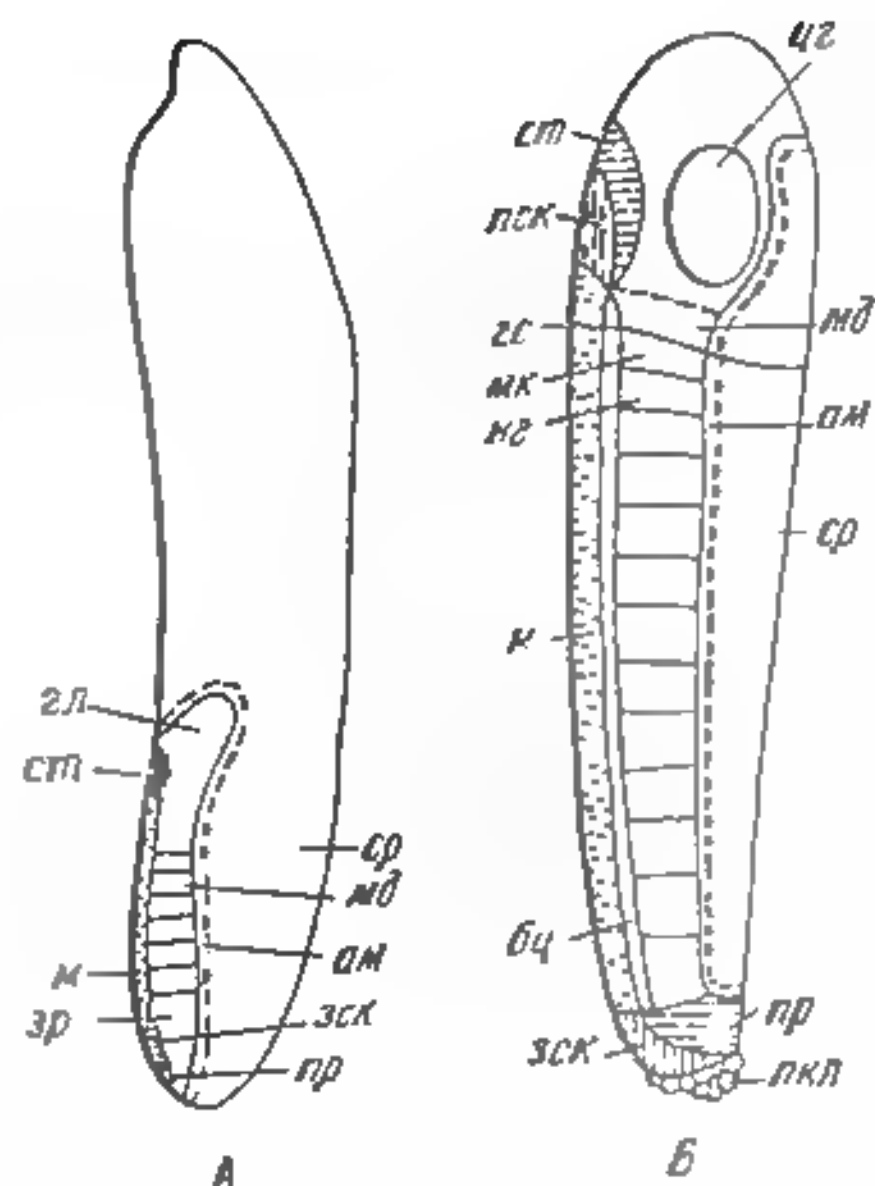


Рис. 86. План расположения зачатков в бласто-дерме *Стрелки* *Platypleura* (А) и Комара *Culex* (Б) (по: Anderson, 1973).

ам — амнион, бч — брюшная цепочка, зл — эктодерма головных лопасти, зс — головная складка, зр — зона роста, зск — задний зачаток средней кишки, м — мезодерма, мд — эктодерма мандибулярного сегмента, мк — эктодерма максиллярного сегмента, лб — эктодерма нижнегубного сегмента, лкл — полярные клетки (головной зачаток), пр — проктодеум, лск — стелный зачаток средней кишки, ср — сероза, ст — стомодеум, цз — зачаток церебрального ганглия.

потом замещается экзэнцательной, растущей от стомо- и проктодеума (Hagan, 1951). Отмечается также, что у более примитивных Насекомых зачаток средней кишки закладывается позднее и в более тесной связи с зачатками передней и задней кишки, а у высших наблюдается тенденция к более раннему и независимому их обособлению

(Haget, 1977). Точку зрения Геймонса поддерживают также Шаров (1953, 1959) и Светлов (1959), которые признают развите средней кишки у Насекомых из эктодермы и трактуют это как меторизм.

Компромиссную точку зрения выражает трактовка гаструляции Насекомых как двуфазного процесса, выдвинутая Гиршлером (Hirschler, 1909a, 1909b; 1912) и поддержанная Вебером (Weber, 1954). По Гиршлеру, обособление желточных клеток представляет нишу первую фазу гаструляции, а обособление кишечной энтодермы — вторую. Кишечная энтодерма представлена двумя зачатками, которые граничат как с мезодермой, так и с стомо- и проктодеумом (это прекрасно видно на картах презумптивных областей бластодермы, составленных на основании описательных и экспериментальных данных разными авторами, — рис. 86). Однако время обособления этих зачатков у разных видов Насекомых варьирует, из-за чего создается впечатление, что в одних случаях энтодерма теснее связана с мезодермой и входит в состав гипобласта, а в других — с зачатками передней и задней кишки и входит в состав эпибласта. Эти вариации в ходе гаструляции являются следствием тетерохроний. Разделение энтодермы на желточную и кишечную так широко распространено в животном царстве, что может служить аргументом в пользу представлен Гиршлера.

В связи с проблемой зародышевых листков у Насекомых иногда обсуждаются некоторые факты, относящиеся уже к постэмбриональному развитию. У большинства *Holometabola* во время метаморфоза происходит замещение личиночного эпителия средней кишки имагинальным за счет мелких имагинальных клеток, лежащих между крупными личиночными, а передняя и задняя кишка имаго развиваются из так называемых имагинальных колец, расположенных в тех же отделах личиночного кишечника на границе со средней кишкой. Но у многих Жуков средняя кишка образуется за счет разрастания передней (Mansour, 1934). Чтобы уклониться от признаний развития средней кишки из эктодермы при метаморфозе Жуков, Хенсон (Henson, 1946) предлагает считать переднее и заднее имагинальные кольца реактивировавшимися передней и задней частями blastopora, способными продуцировать экто- и энтодерму. Ближние взгляды высказывая также Снодграсс (Snodgrass, 1954).

В связи с реорганизацией мускулатуры при метаморфозе в полости тела Насекомых появляется большое количество мюблостов. Часть из них является, по-видимому, мезодермальными клетками, оставшимися в недифференцированном состоянии, другие образуются в результате дедифференциации личиночных мышц. Из-за того что особенно большие скопления мюблостов образуются под иминальными дисками крыльев и брюшка, где происходит формирование летательных и абдоминальных мышц, некоторые авторы (Robertson, 1936; Crossley, 1965) предполагают их выселение из гиподермы самих дисков. Если эти предположения подтверждаются, это будет означать, что гиподерма иминальных дисков обладает даже более широкими морфогенетическими потенциями, чем эмбриональная эктодерма. Впрочем, нет никакой необходимости оценивать эти факты с точки зрения теории зародышевых листков, так как участие последних в развитии ограничивается закладкой основных зачатков во время эмбриогенеза.

Хотя мы рассмотрели далеко не все существующие варианты образования зародышевых листков у Членистоногих, кое-какие общие соображения все же можно высказать. У этих животных гаструляция подверглась значительным модификациям отчасти из-за большого количества желтка и возникновения неполного дробления, а отчасти из-за того, что большая часть тела формируется из зоны роста. Влияние последнего обстоятельства проявляется в тех случаях, когда из эктодермы зоны роста образуются дополнительные порции мезодермы. Если это происходит во время постэмбрионального развития (у Низших раков, а также у некоторых Кольчатых червей), приходится предположить, что гиподерма зоны роста дедифференцируется (хотя специальных цитологических исследований, подтверждающих это, пока не произведено). Однако у большинства Членистоногих наблюдается явление эмбрионизации, и те стадии, которые ранее были постэмбриональными, протекают теперь внутри яйцевых оболочек. Поэтому деятельность зоны роста начинается еще у зародыша, сама она обычно располагается в blastoporalной области, а клеточный власт, из которого происходит миграция мезодермальных клеток, по-видимому, еще не следует считать гиподермой. Это особенно ясно выражено у Мечехвостов и Пауков. Таким образом, в процессе эволюции онтогенеза происходит пространственное и функциональное сближение blastoporalной области и зоны роста. У Сколопендры *Rhysida* зона роста вклинилась в blastopora и разделила его на две части. У Насекомых, еще сохранивших зону роста, уже невозможно отличить мезодерму, развившуюся в результате гаструляции, от мезодермы зоны роста, причем у большинства *Holometabola* зона роста вообще исчезла, и последним свидетельством ее существования в прошлом является, быть может, биполярная закладка энтодермы, что в упрощенном виде повторяет ситуацию, свойственную *Rhysida*.

Способность к восстановлению утраченных частей выражена у Членистоногих довольно хорошо, но возможна только до тех пор, пока происходят линьки, так как регенерат может завершить свое развитие и принять окончательную форму, лишь освободившись от сковывающей его кутикулы. Специфичность зародышевых листков при этом не нарушается.

Бесполое размножение встречается у Членистоногих лишь как очень редкое исключение в своеобразной форме полиэмбрионии. Полиэмбриония — развитие нескольких зародышей из одной яйцелой клетки — как случайное явление встречается у всех Многоклеточных животных. Причиной ее чаще всего служит деление зародыша во время дробления на несколько групп blastomeres, которые дальше продолжают свое развитие независимо. Однако у некоторых эндопаразитических Перепончатокрылых (*Platyaster*, *Ageniaspis* и др., — см. рис. 50), а также у живородящих представителей отряда Strepsiptera полиэмбриония стала правилом. Поскольку при этом деление зародыша происходит на стадии, когда зародышевых листков еще нет, то нет и нарушения их специфичности.

Более сложная форма бесполого размножения наблюдается у некоторых Корнеголовых раков (отряд *Rhizocerphala*). Корнеголовые раки паразитируют на других Ракообразных. Их развитие лучше приспособлено к личинке, которая обладает типичным для Членистоногих планом строения. Эта личинка прикрепляется к поверхности тела хозяина и проделывает своеобразную линьку, при которой вместе с кутикулой отбрасывается большая часть тела самой личинки. От него остается только кучка дедифференцированных клеток. Из этих клеток развивается разветвленная „корневая система“, оплетающая внутренние органы хозяина, на которой образуется вздутие — дефинитивное тело Саккулины, имеющее упрощенную мешкообразную форму. Отличительная особенность развития *Peltogaster*, *Thompsonia* и некоторых других видов состоит в том, что у них на корневой системе образуется не одно тело, а несколько, что можно считать бесполом размножением (Potts, 1915). Поскольку эти тела формируются из аморфной массы дедифференцированных клеток, судить об участии в этом процессе зародышевых листков не представляется возможным.

Tentaculata

К типу *Tentaculata* (Щупаньцевые) относятся три класса: *Phoronida*, *Bryozoa* и *Brachiopoda*. Среди них более примитивной группой являются Форониды, Мшанки близки к ним, но более специализированны, а брахиоподы стоят несколько особняком. В развитии этих трех групп имеются довольно сильные различия.

У Форонид (например, *Phoronopsis viridis*) в результате дробления образуется целобластула, гаструляция начинается с иммиграции клеток мезодермы с вегетативного полюса, но почти одновременно происходит инвагинация (рис. 87). Затем происходит выселение мезодермы из стенок архентерона. Блесток пор принимает щелевидную форму и замыкается, начиная с заднего конца, что обусловлено более интенсивным делением клеток в области квадранта *D* (Rattenbury, 1954). На месте переднего остатка блесток пор образуется эктодермальный пищевод и ротовое отверстие, анус прорывается значительно позднее на заднем конце личинки. Еще до конца выделения мезодермы из состава архентерона последний подразделяется на расширенный передний отдел (женудок) и тонкую кишку.

Мастерман (Masterman, 1900) описал энтероцельное образование переднего отдела целома (протоцеля) у *Phoronis buskii*, но эти данные были признаны ошибочными. Большинство авторов описывают выселение мезодермальных клеток из передней и вентролатеральных стенок кишки по Раттенбери (Rattenbury, 1954), мезодерма происходит от квадрантов *A*, *B* и *C*. По наблюдениям Циммера (Zimmer, 1980), у *Phoronis muscolentensis* в блесток пор сначала попадает 30–40 амебоидных клеток, которые, оседая на стенках кишки и на внутренней поверхности эктодермы, образуют целоцельный эпителий прото- и мезоцелей, а эпителий метациелей формируется позднее за счет 6–10 клеток, которые отделяются от архентерона на месте перехода желудка в тонкую кишку. Способ образования мезодермы у Форонид едва ли можно признать вариантом энтероцельного типа, как это делает Эмиг (Emig, 1974, 1977), но ничего похожего на телобластический способ здесь тоже нет.

Мшанки интересны тем, что у многих представителей этого класса энтодерма не образуется, а средняя кишка развивается из эктодермы. Чтобы понять, как могли возникнуть такие необычные отношения, долгое время служившие камнем преткновения для теории зародышевых листков, нужно учесть особенности биологии размножения Мшанок. Мшанки — сидячие колониальные животные, причем почкование начинается у них на очень ранней стадии онтогенеза. У яйцекладущих (и, следовательно, сохранивших более примитивный тип онтогенеза) Мшанок из отряда *Gymnolaemata* (например, у *Electra pilosa*, — по: Prouho, 1892) из яйца выходит личинка

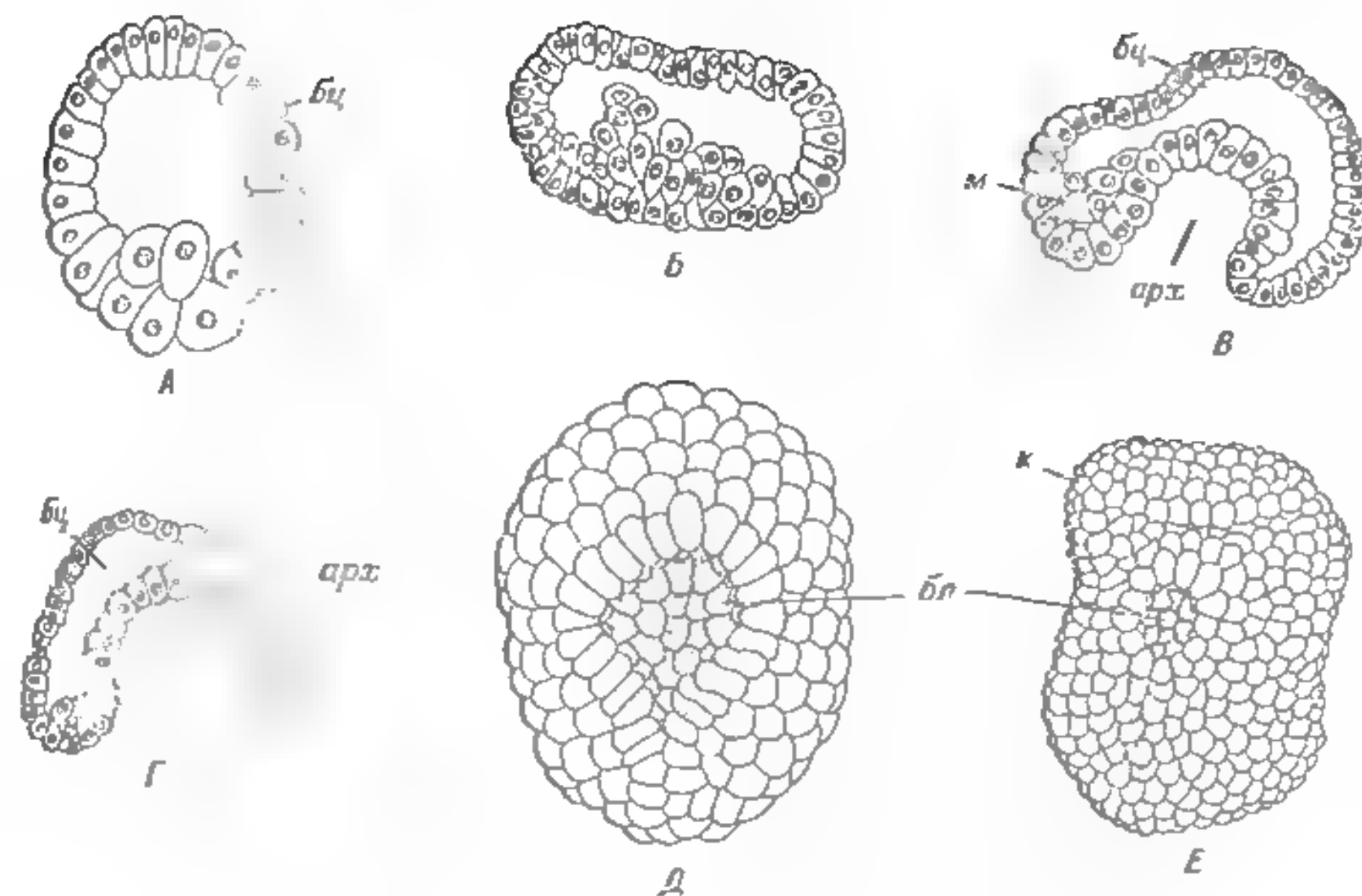


Рис. 87. Гаструляция *Phoronopsis viridis* (по: Rattenbury, 1954).

А–Г — на сагиттальных разрезах, Д и Е — внешний вид гаструлы со стороны блесток пор. арх — архентерон, бл — блесток пор, бц — блесток пор, к — зачаток капюшона, м — мезодерма.

(цифонаут), снабженная хорошо развитым функционирующим кишечником. После довольно длительного периода пелагической жизни и активного питания цифонаут опускается на дно, прикрепляется, но вместо того, чтобы начать метаморфоз, приступает к почкованию. Вместе с личиночными органами подвергается редукции и кишечник, а в апикальной части закладывается почка нового индивида. Иначе говоря, во время метаморфоза Мшанок фактически происходит смена поколений — оозоид, представленный личинкой и осуществляющий функции питания (не всегда), расселения и прикрепления к субстрату, уступает место анцеструле, представляющей собой уже бластоозоид 1-го поколения.

Как уже отмечалось и будет показано на других примерах, при бесполом размножении специфичность зародышевых листков не сохраняется; поэтому у формирующегося из почки индивида (анцеструлы) кишечник развивается из влячивания эктодермы.

У живородящих Мшанок из того же отряда наблюдается тенденция к сокращению пелагического периода жизни, личинки плавают всего лишь несколько часов и не питаются. У некоторых личинок (например, у *Flustrella hispida*) еще имеется кишечник, но он не функционирует, у других он остается сильно недоразвитым, а у *Bugula* личинка лишена кишечника полностью.

К сожалению, процессы эмбрионального развития Мшанок до сих пор изучены слабо и имеющиеся сведения довольно фрагментарны. У *Flustrella hispida* (по: Раса, 1906) на вегетативном полюсе бластулы различаются 4 макромера, в результате деления которых образуется клеточная масса, постепенно заполняющая весь блесток пор. Эти клетки представляют собой мезэнтодерму, из них развиваются кишечник, мышечные и соединительнотканые клетки личинки. У *Bugula* тоже происходит погружение внутрь четырех клеток, но кишечник не образуется даже в рудиментарном

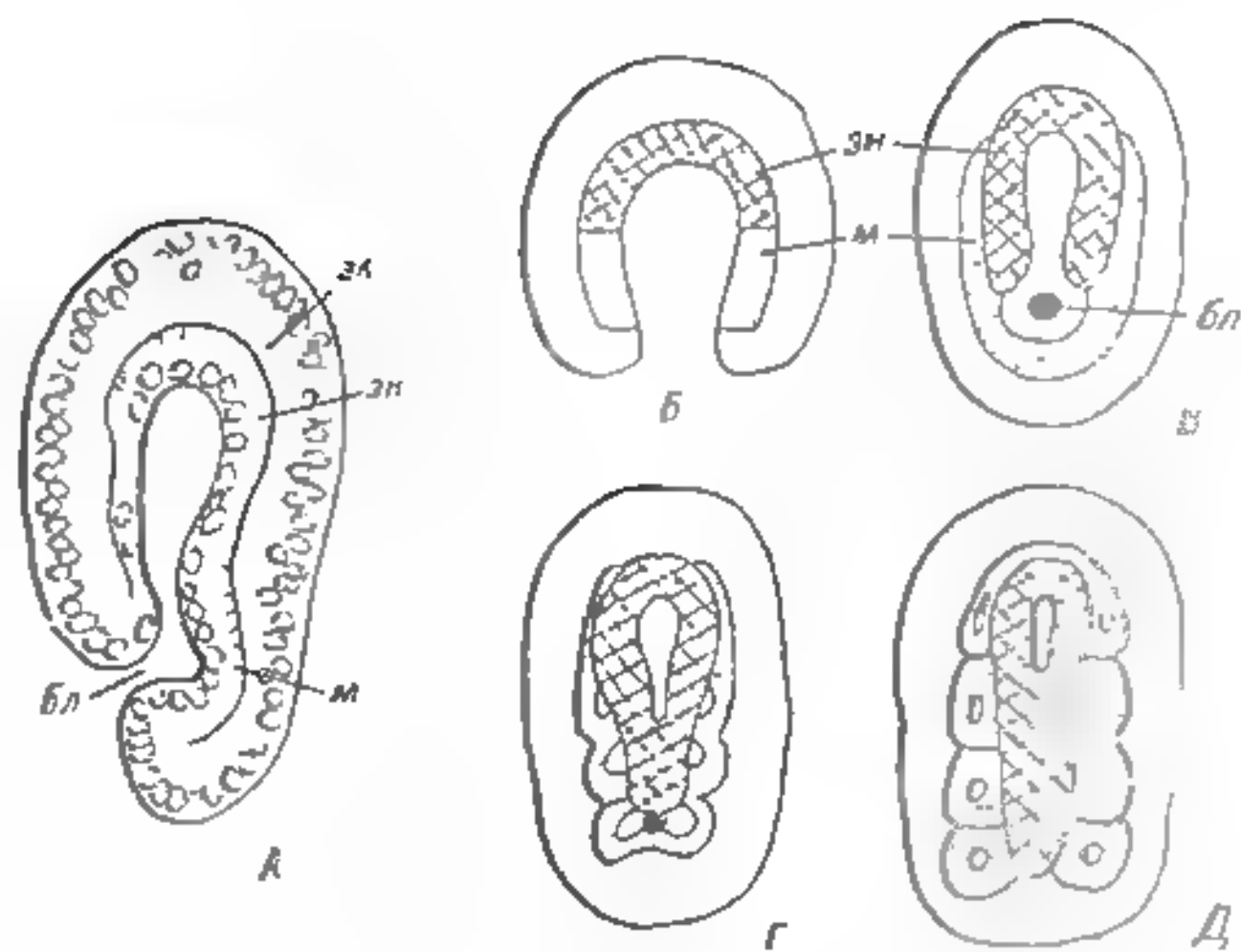


Рис. 88. Обособление мезодермы у Брахиоподы *Crania apomala* (по: Nielsen, 1991).

А — гастрюла на сагиттальном разрезе, Б—Д — схематическая фронтальные разрезы через зародыша на 4 стадиях развития. бл — blastopore, м — мезодерма, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

виде; соответственно эти клетки трактуются как мезодерма. Энтодерма не образуется также у Мшанок из отряда *Phylactolaemata*, личинки которых тоже лишены кишечника (Вилеп, 1953).

У Круглоротых Мшанок (отряд *Cyclostomata*) эмбриональное развитие усложнено полиэмбрионией. Дробление у них неправильное и приводит к образованию морулообразной группы бластомеров — первичного зародыша. Этот зародыш растет, получая питательные материалы из питающего синцития, образованного клетками фолликулярного эпителия. В ларвочном зародыше происходит деламинация на поверхностный слой клеток эктодермы и внутреннюю массу мезодермы (Harger, 1893; Borg, 1926). Затем первичный зародыш начинает распадаться на вторичные, а те в свою очередь на третичные зародыши и т. д., из которых развиваются личинки. По другим данным, расслоение эмбриональных клеток на эктодерму и мезодерму происходит только во время формирования личинок (Robertson, 1903), но и в этом случае энтодерма как особый зародышевый листок не образуется.

У более примитивных Беззамковых брахиопод (подкласс *Ecardines*) гастрюляция протекает по типу инвагинации. У *Lingula* боковые стенки архентерона утолщаются, и от них отщепляются две массы мезодермальных клеток, в которых схизоцельным способом возникают ислемические полости (Yatsu, 1902). Это напоминает образование мезодермы у Форонид. У зародыша *Crania* с самого начала в стенке архентерона различаются глубокая энтодермальная часть, состоящая из более крупных светлых клеток, и примыкающая к blastopore мезодермальная часть. Гастрюла вытягивается под некоторым углом к анимально-вегетативной оси, из-за чего энтодерма занимает вентеродорсальное положение, а мезодерма — постероventральное (рис. 88). Затем обе части архентерона отделяются друг от друга, энтодерма образует зачаток кишки, а мезодерма врастает однослойным пластом между кишкой и эктодермой. Путем изгибания мезодермальной пластинки образуются 4 пары целомических мешков (Nielsen, 1991). У обоих названных Беззамковых брахиопод blastopore замыкается; позднее у *Lingula* на месте blastopore возникает впячивание стомодесума, а у *Crania* рот образуется без связи с blastopore.

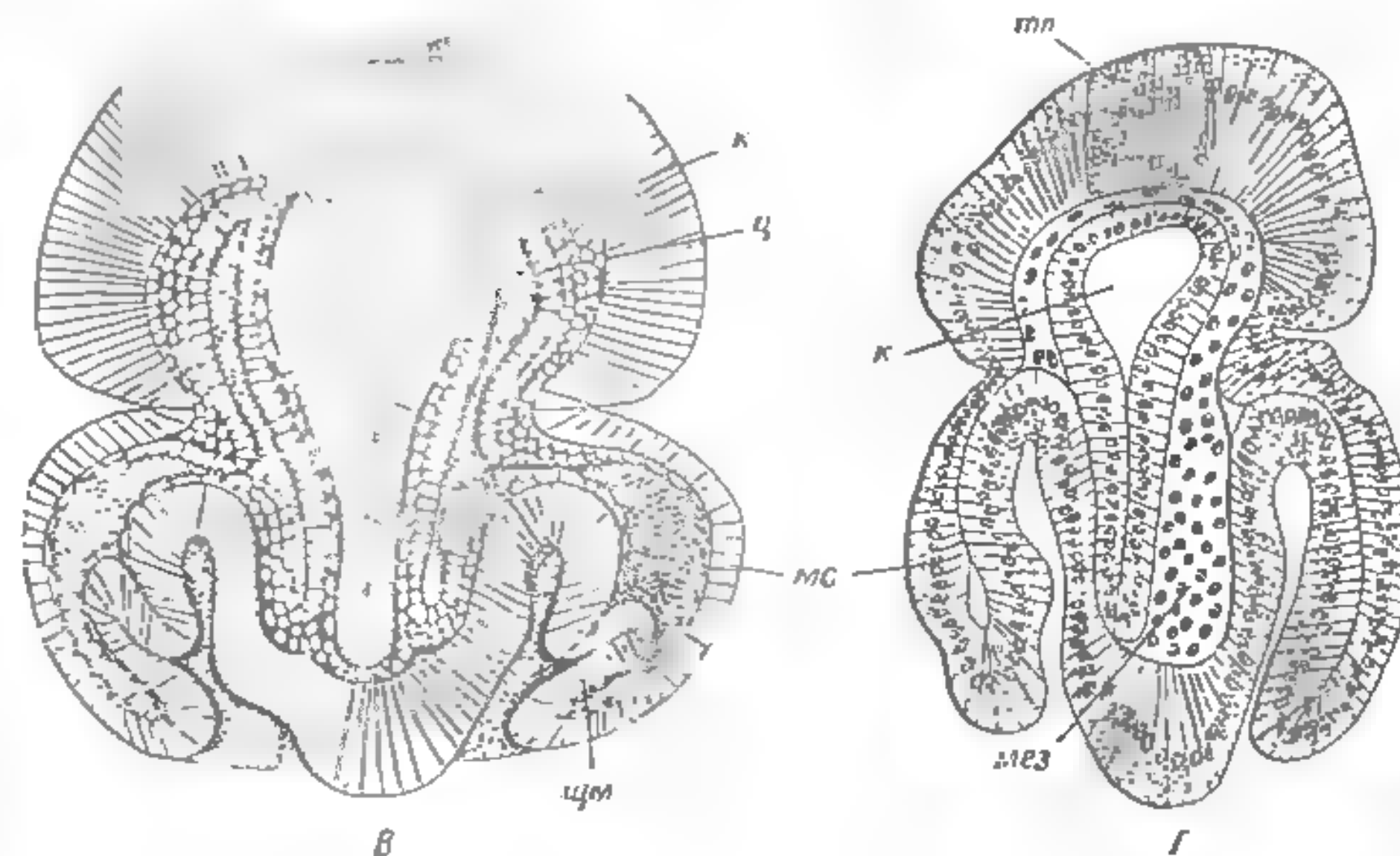
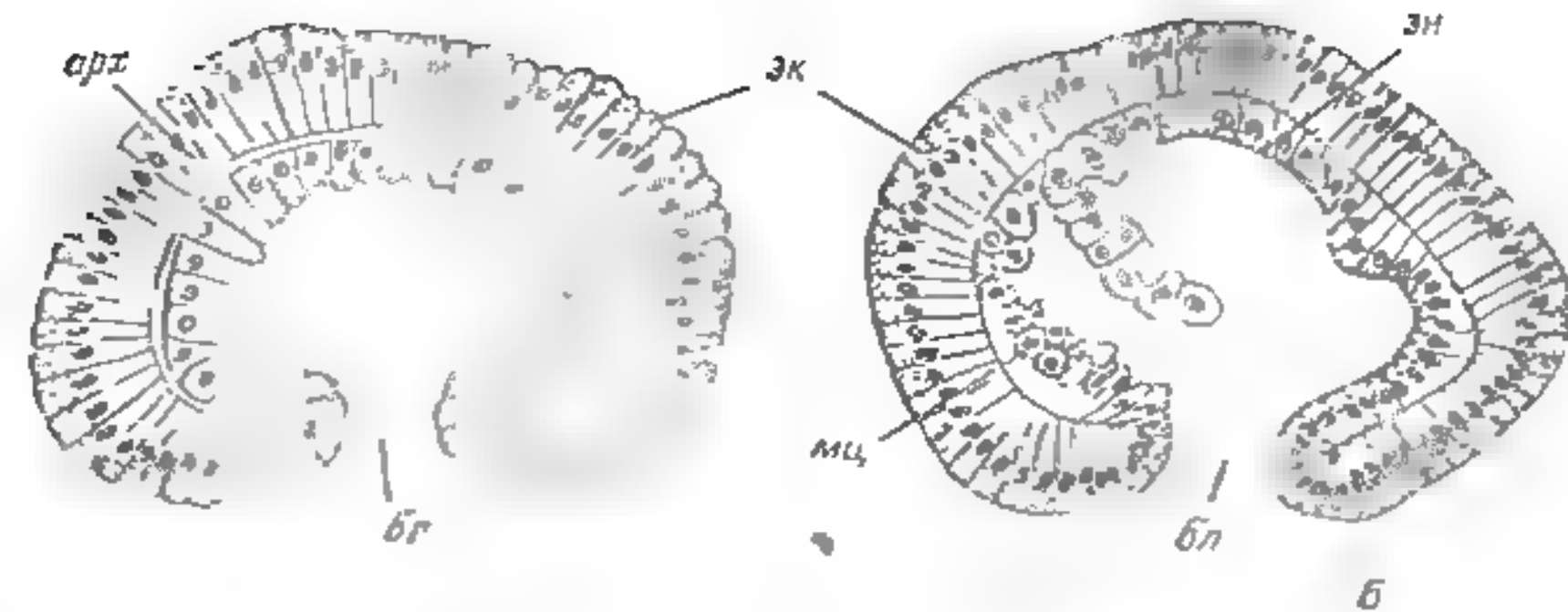


Рис. 89. Гастрюляция и формирование личинки у *Terebratulina* (по: Conklin, 1902).

А — гастрюла, Б — обособление целома, В и Г — фронтальный и сагиттальный разрез через личинку. арх — архентерон, бл — blastopore, к — зачаток кишки, мс — мантийная складка, мез — мезодерма, гл — теменная пластинка, ц — целом, щм — щетинконосный мешок, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

У Замковых брахиопод (подкласс *Testicardines*) тоже происходит инвагинация архентерона (рис. 89); первоначально округлый blastopore принимает форму щели и замыкается, начиная с заднего конца, так что его последний остаток оказывается на брюшной стенке зародыша, после чего исчезает полностью. Разделение архентерона на энтодермальную и мезодермальную часть происходит с помощью врастающих в его полость складок. Описаны два различных варианта этого процесса. У *Argyrotheca* и *Tegulorhynchia* (Ковалевский, 1874а; Percival, 1960) архентерон подразделяется двумя симметричными складками на медианную энтодермальную и две латеральные мезодермальные части. У *Terebratulina* на передней стенке архентерона появляется косая перегородка, которая врастает косо к спинной стороне и назад (Conklin, 1902), а у *Terebratella* сходная перегородка растет не назад, а вперед (Percival, 1944). По-видимому, в пределах типа *Tentaculata* мы наблюдаем различные стадии выработки

энтероцельного способа обособления мезодермы, которая, возможно, осуществлялась у разных видов *Testicardines* независимо.

Дефинитивное ротовое отверстие образуется, по одним данным (Conklin, 1902; Plenk, 1913), на месте переднего конца бластопора, а по другим (Ковалевский, 1874a; Petcival, 1944, 1960) — на головной лопасти, т. е. гораздо ближе к переднему концу.

Сопоставление процессов развития у разных *Tentaculata* наводит на мысль, что возникновению энтероцельного образования мезодермы филогенетически предшествовало ее выделение из стенки архентерона в виде диффузного зачатка.

Chaetognatha

Щетинокчелюстные занимают изолированное положение в животном царстве, их родственные связи с другими группами животных неясны. В дроблении *Sagitta* проявляются слабые следы спирального типа, оно завершается образованием целобластулы с узким бластоцелом (рис. 90). Гаструляция осуществляется путем инвагинации; на дне архентерона находятся две клетки полового зачатка. Затем в передней части архентерона появляются две складки, которые разделяют его на медианную, чисто энтодермальную часть и две боковые мезодермальные; первичные половые клетки, число которых уже достигает четырех, располагаются на гребнях этих складок. Все три полости довольно долго сообщаются друг с другом в области бластопора, потом они обособляются полностью, а бластопор исчезает бесследно. На переднем полюсе гаструлы появляется впячивание стомодеума и образуется рот. Зародыш сильно вытягивается, его продольная ось совпадает с анимально-вегетативной осью. Анальное отверстие прорывается на уровне диссепимента, разделяющего туловищный и хвостовой целома, т. е. далеко от заднего конца и места, где ранее находился бластопор (Елпатьевский, 1914).

Таким образом, у *Chaetognatha* наблюдается типичное энтероцельное образование целома, а оба отверстия кишечника возникают без всякой связи с бластопором.

Pogonophora

Сведения о развитии зародышевых листков у Погонофор имеют пока фрагментарный характер. Зародыш *Siboglinum coulleryi* на стадии 80–85 бластомеров представляет собой неравномерную морулу удлиненной формы, на переднеспинной поверхности которой располагаются более мелкие и относительно бедные желтком клетки будущей эктодермы; среди них выделяются крупными размерами только трохобласты — каетки, которые участвуют в образовании переднего ресничного кольца личинки (рис. 91). Гаструляция начинается у *Siboglinum* с деламинации (обособления эктодермального колпачка) и завершается как эпиболия. Бластопору соответствует область в заднебрюшной части зародыша. Оказавшаяся внутри мезэнтодерма состоит спереди из более мелких, хорошо обособленных клеток, а сзади — из более крупных каеток с неясными границами. Спереди возникает небольшая полость, боковые стенки которой образуют два направленных назад трубковидных дилертикула — зачатки целома. Позднее центральная полость исчезает, так как кишечника у Погонофор нет, а целомические мешки остаются (Иванов, 1975).

Еще яснее энтероцельный способ образования мезодермы выражен у *Oligobranchia tashiroi*. На тотальных препаратах хорошо различаются архентерон с эпителизированной вертикалью (рис. 92). Хотя более ранние стадии развития этого вида пока не известны, можно уверенно предполагать, что у *Oligobranchia* гаструляция содержит элементы инвагинации (Гуреева, Иванов, 1986).

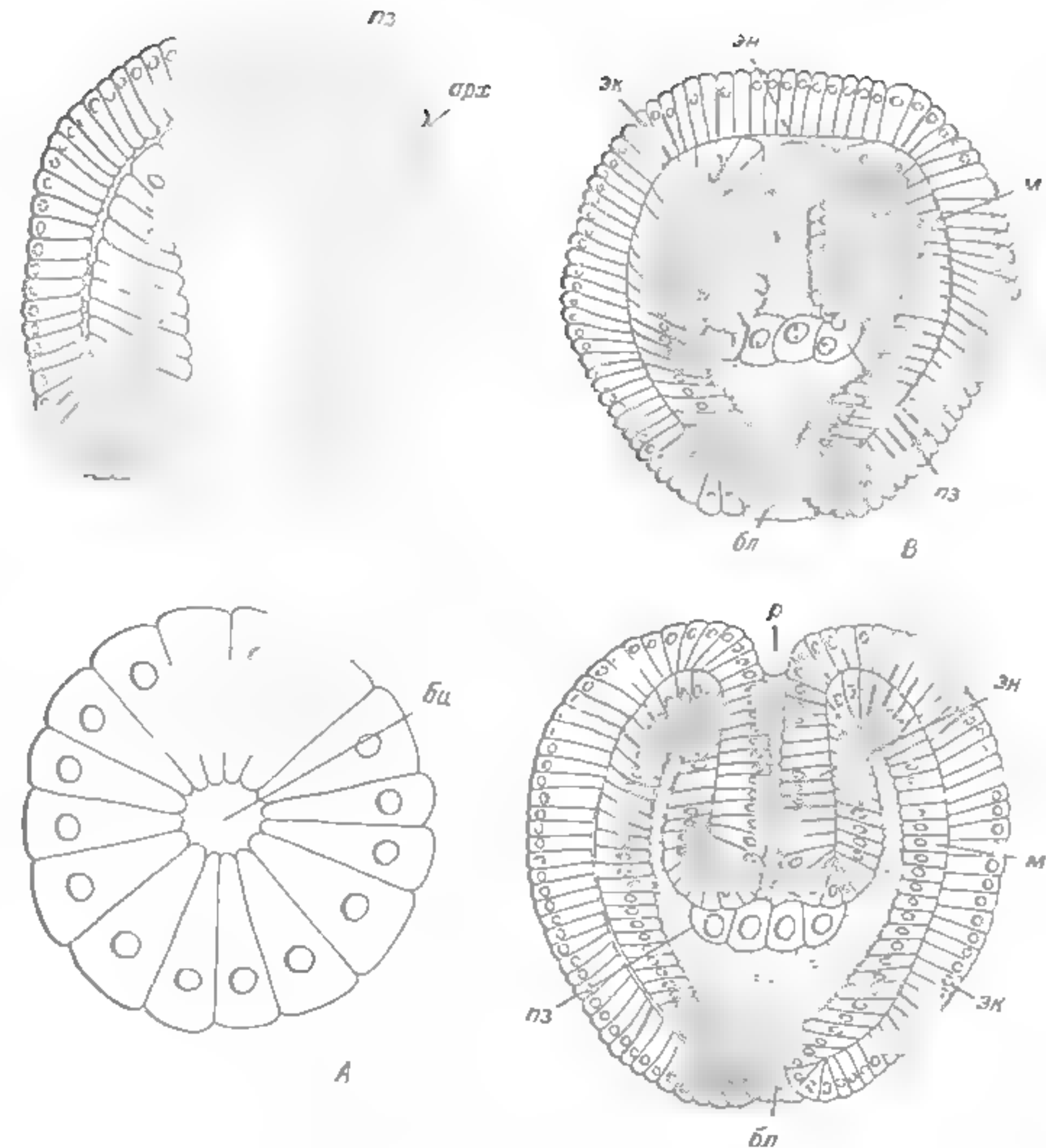


Рис. 90. Развитие *Sagitta* (по: Hertwig, 1880).

А — бластула, Б — гаструла, В — обособление целомических мешков и полового зачатка, Г — образование вторичного рта, арх — архентерон, бл — бластопор, бц — бластоцель, м — мезодерма, пз — половой зачаток, р — рот, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

Echinodermata и Hemichordata

Гаструляция Иглокожих представляет собой сочетание иммиграции и инвагинации. Обычно процесс начинается с выселения из вегетативной части бластулы клеток так называемой первичной мезенхимы, после чего на этом же месте происходит впячивание; одновременно со дна архентерона выселяются клетки вторичной мезенхимы. У Морских ежей первичная мезенхима происходит от лишенных пигмента микромеров, а архентерон — от пигментированных макромеров; эктодерма развивается за счет мезомеров (см. рис. 17, 93). Клетки первичной мезенхимы располагаются

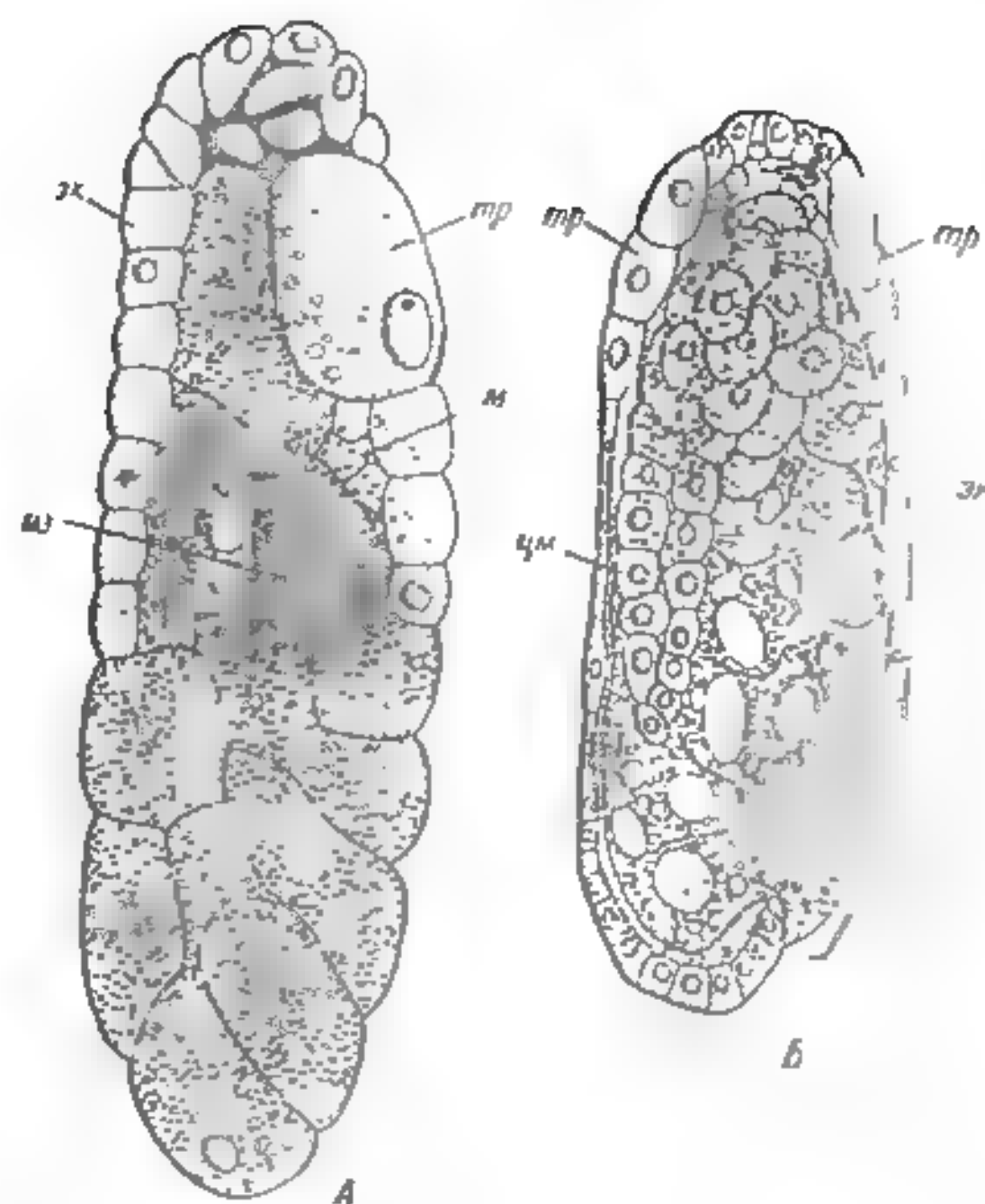


Рис. 91. Гастрюляция у *Siboglinum caulleryi* (по: Иванов, 1975).

А — ранняя гастрюла на сагиттальном разрезе, Б — более поздний зародыш в профиль. бл — бластопор, м — зачаток мезенхимы, мз — мезентодерма, тр — трохопласты, цм — целомиический мешок, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

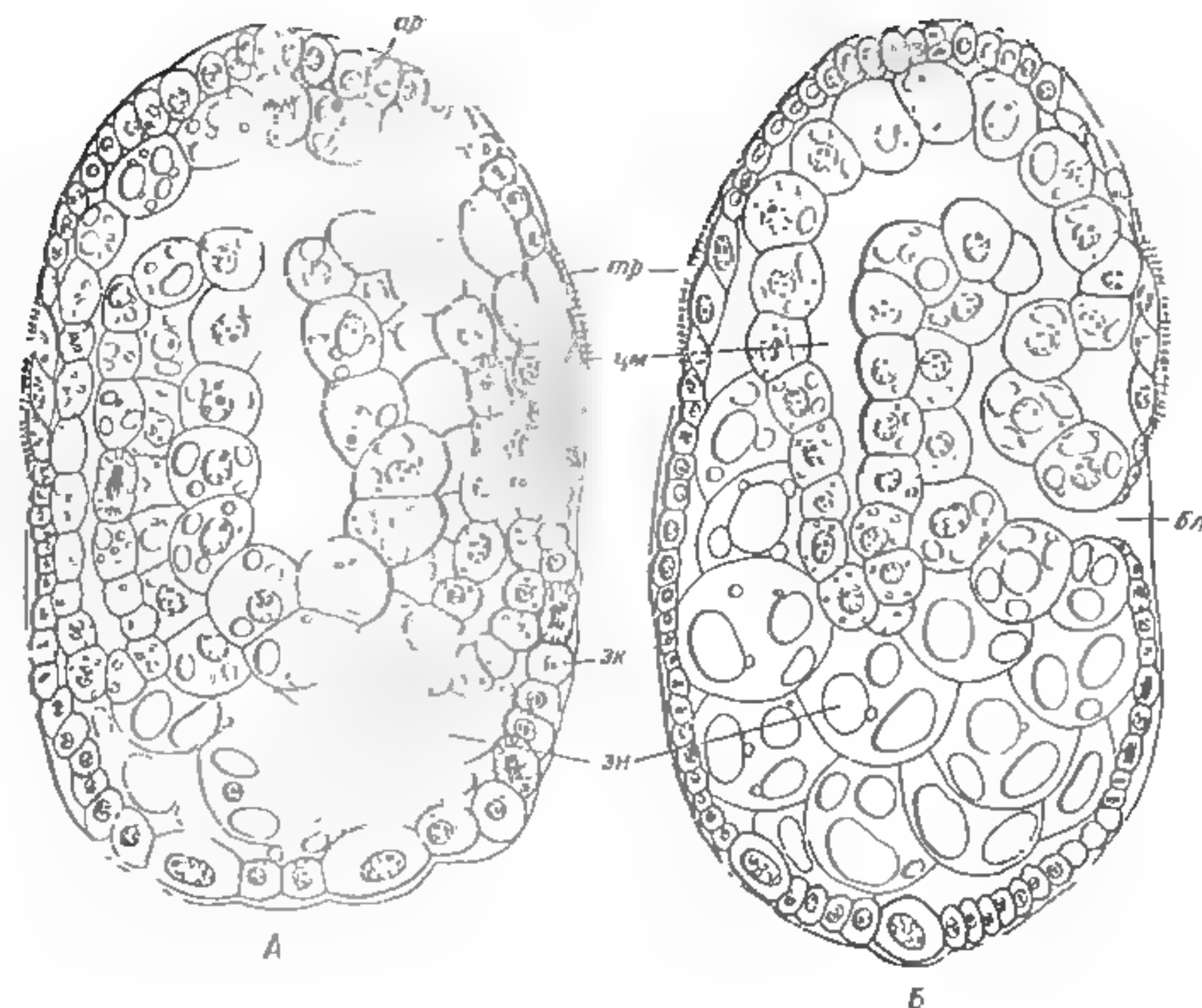


Рис. 92. Гастрюляция у *Oligobranchia mashikoi* (по: Гуреева, Иванов, 1986).

А и Б — зародыш на фронтальном и сагиттальном оптическом разрезе. арх — архентерон. Остальные обозначения как на предыдущем рисунке.

по бокам от архентерона двумя группами (первое проявление билатеральной симметрии). Особенно обильное образование первичной мезенхимы у Морских ежей объясняется участием этих клеток в развитии личиночного скелета. Производные вторичной мезенхимы более разнообразны. Любопытно, что она играет существенную роль в самом механизме инвагинации. Примененные методы микрокиносъемки (Sutafson, Knapner, 1956) показали, что эти клетки, все еще сохраняя связь с архентероном, выпускают длинные псевдоподии, которыми прикрепляются к анимальной стенке гастрюлы; сокращение псевдоподий подтягивает архентерон кверху. Сходный механизм инвагинации наблюдается у Морской лилии *Comanthus* (Holland, 1978).

Вслед за вторичной мезенхимой из состава архентерона выделяется целомиическая мезодерма. Чаще всего глубокая часть архентерона образует тонкостенное расширение, которое оглууровывается в форме непарного целомиического мешочка, а оставшаяся часть архентерона представляет собой энтодерму.

За счет энтодермы развиваются пищевод, желудок и тонкая кишка. Бластопор либо прямо превращается в анус, либо временно замыкается, но позднее анус прорывается на том же месте. На брюшной стороне личинки недалеко от переднего конца образуется впячивание эктодермы — ротовая бухта (стомодеум), которая вступает в сообщение с пищеводом.

Первичный целомиический мешочек сначала разделяется на правый и левый, каждый из которых в свою очередь подразделяется на прото-, мезо- и метацили, которые у Иглокожих получили специальные названия аксоцелей, гидроцелей

и соматоцелей. Аксо- и гидроцели обычно сохраняют связь друг с другом, кроме того, левый аксоцель (а иногда и правый) открываются наружу гидропором. Так как левый гидроцель играет важную роль в последующем морфогенезе (из него развивается амбулакральная система), расчленение целома на левой стороне личинки происходит быстрее, чем на правой (рис. 94). У Голотурий расчленение первичного целомиического мешка происходит упрощенным способом: он разделяется на переднюю и заднюю части, а задняя — на правый и левый соматоцели. Передняя часть целома соответствует парным аксо- и гидроцелям, но ведет себя как левый гидроцель.

Естественное распределение пигмента в яйцах Морского ежа, а также эксперименты с прижизненным окрашиванием различных бластомеров позволили составить карту расположения зачатков в бластуле (рис. 93, Г). Материал различных зачатков располагается концентрическими кругами: на вегетативном полюсе лежит зачаток первичной мезенхимы, он окружен кольцом вторичной мезенхимы, за которым следует кольцо целомиической мезодермы, экваториальную область занимает энтодерма, а анимальную половину бластулы составляет эктодерма, причем удалось определить и положение зачатков стомодеума и личиночного ресничного шнура.

Как показали опыты Гербста, сделанные еще в конце прошлого столетия, воздействуя на зародыш Морского ежа некоторыми химическими агентами, можно сместить границы между зачатками. Так, в присутствии солей лития наблюдается

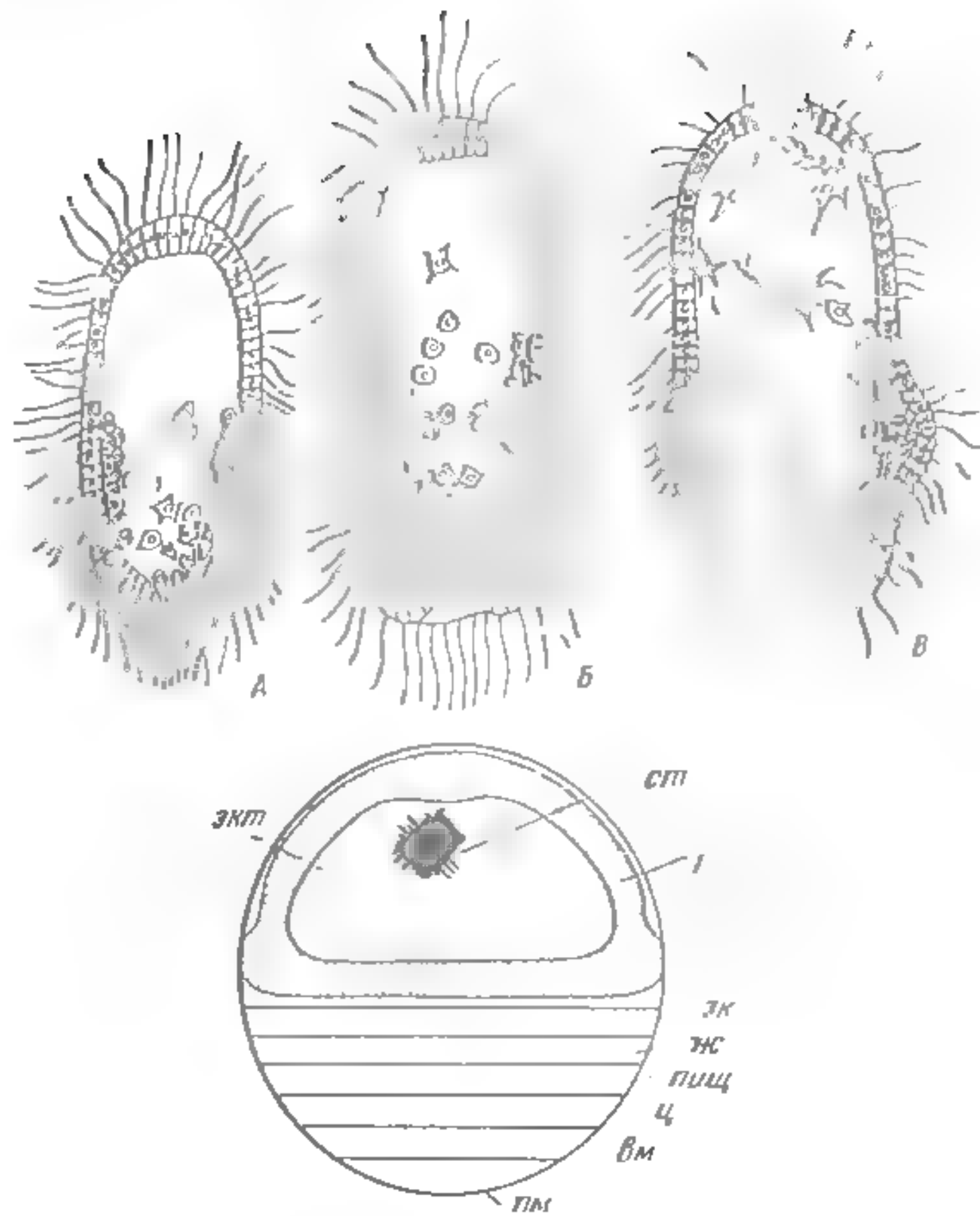


Рис. 93. Гастрюляция у Морских ежей.

А, Б и В — *Echinocyamus pusillus* (по: Théel, 1892); Г — карта расположения зачатков на стадии бластулы (по: Gustafson, Teneby, 1971). в м — вторичная мезенхима, ж — желудок, эк — задняя кишка, п м — первичная мезенхима, пищ — пищевод, р ш — ресничный шнур, ст — стомодеум, ц — целомаксовая мезодерма, экт — эктодерма.

„вегетализация” — увеличение области, занятой энто- и мезодермой, за счет эктодермальной половины бластулы. Противоположное „анимализирующее” действие оказывают соли цинка и некоторые другие вещества. Эти наблюдения легли в основу гипотезы двух встречных градиентов (анимального и вегетативного), взаимодействие которых обуславливает различный тип формообразовательных процессов на разных уровнях главной оси зародыша (Runnström, 1929, 1933).

Итак, гастрюляцию Иглокожих можно трактовать как трехфазный процесс: содержание 1-й фазы составляет иммиграция первичной мезенхимы, 2-й фазе соответствует влияние архентерона и выделение вторичной мезенхимы, а 3-й — обособление целомиической мезодермы.

Начальные стадии развития Полухордовых (хорошо изученные только у Кишечнодышащих — Enteropneusta) отличаются от таковых Иглокожих более поздним появлением мезенхимы, что коррелирует с отсутствием у них внутреннего



Рис. 94. Расчленение целома у Офиур (по: Mac Bride, 1907).

А — первичный энтероцель, Б и В — деление на правый и левый мешки, Г и Д — отделение соматоцеля, Е и Ж — разделение аксо- и гидроцелей.

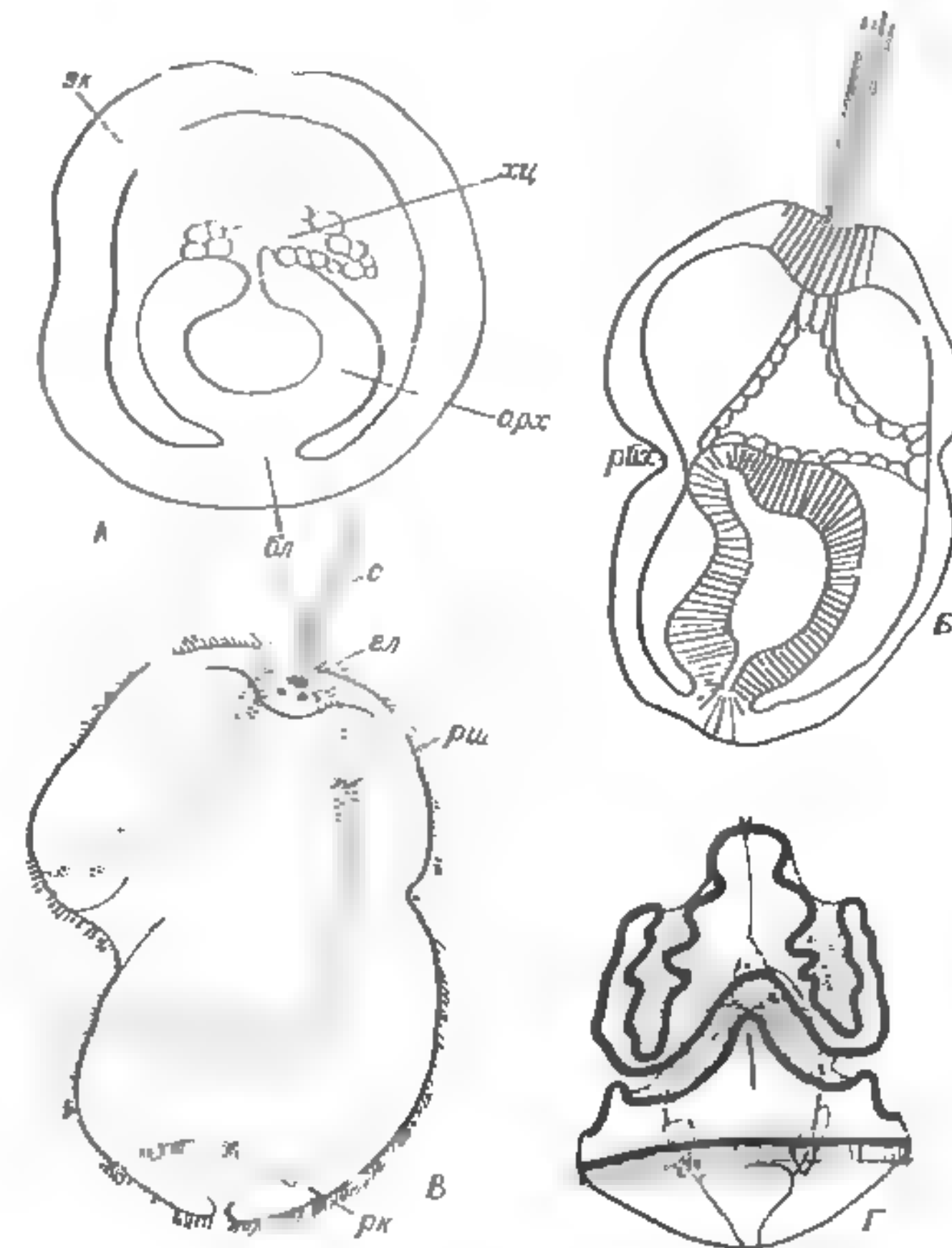


Рис. 95. Начальные стадии развития *Balanoglossus clavigerus* (по: Heider, 1909).

А — обособление хоботкового целома, Б — образование теменной пластинки и хоботковой поры, В — образование ресничного шнура и телотроха, Г — торнарий (вид с брюшной стороны). арх — архентерон, бл — blastopore, гл — глазки, рш — ротовая бухта, рк — преанальное ресничное кольцо, с — сультанчик, хц — хоботковый целом, эк — эктодерма.

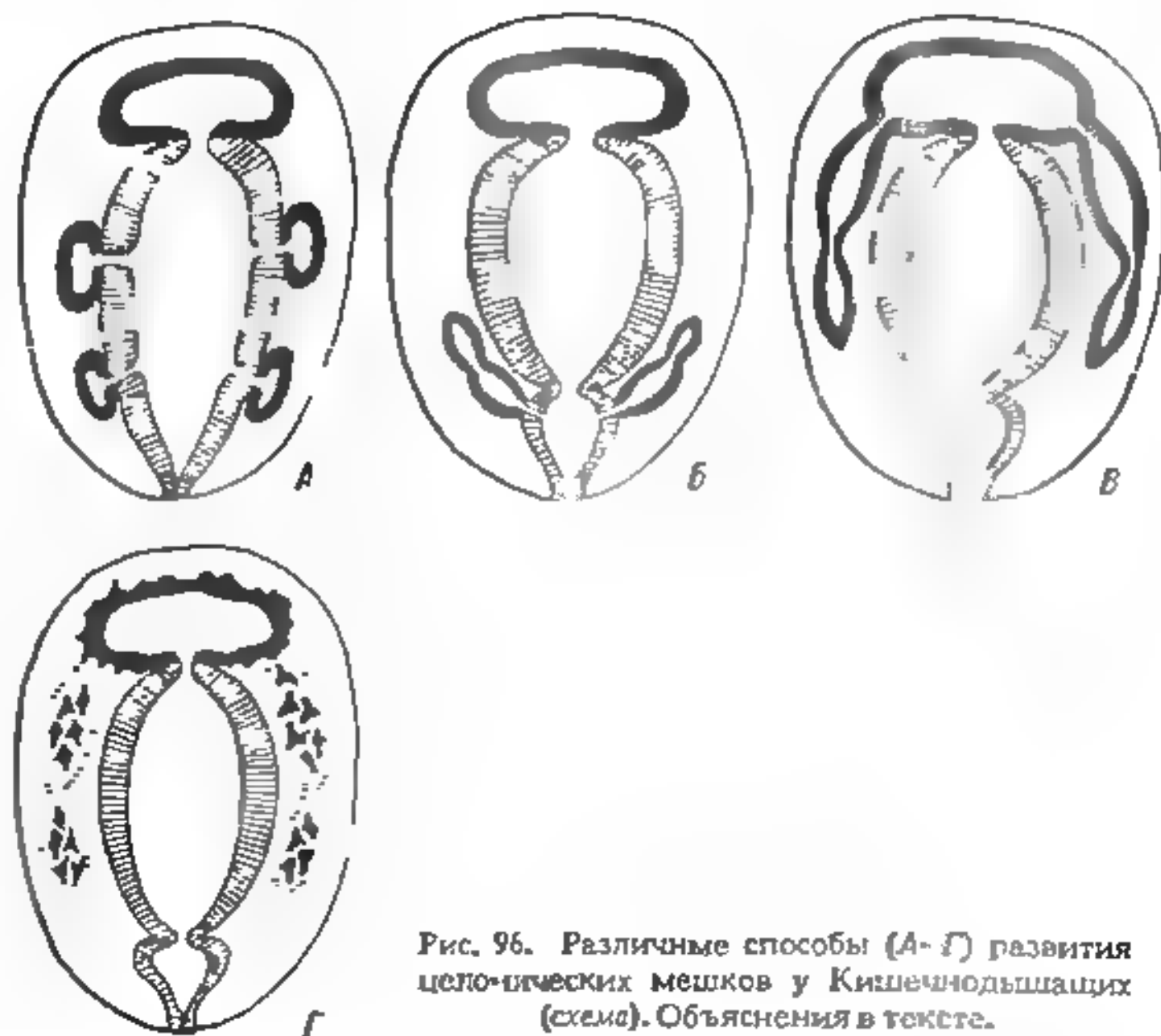


Рис. 96. Различные способы (А-Г) развития целомических мешков у Кишечнодышащих (схема). Объяснения в тексте.

известкового скелета. Поэтому гастрюляция имеет у них характер инвагинации в более чистом виде. У *Balanoglossus clavigerus* бластопор рано замыкается, но вегетативная часть архентерона сохраняет связь с эктодермой, и можно видеть, что на этом же месте образуется анальное отверстие. От анимальной части архентерона отделяется целомический мешочек, который в отличие от такового Иглокожих представляет обычно не весь целом, а только его хоботную часть — протоцель; он открывается наружу хоботной порой (рис. 95). Оставшаяся часть архентерона образует кишечник, состоящий из пищевода, желудка и задней кишки, который после образования ротового отверстия начинает функционировать, хотя в составе его стенок все еще остается матерная воротничковых и туловищных целомов. Обособление последних у разных видов протекает по-разному: у *Balanoglossus clavigerus* и *Glandiceps* sp. (Stiasny, 1914a, 1914b; Rao, 1953) на задней кишке образуются два направленных вперед дивертикула, которые подразделяются на мезо- и метацели (рис. 96, В); у *Saccoglossus kowalevski* (по: Bateson, 1884) непарный передний и парные средние и задние целомы обособляются одновременно из независимых выпячиваний стенки архентерона (рис. 96, А), а у *S. pusillus* (по: Davis, 1908) средние и задние целомы развиваются, как у Иглокожих, из дивертикулов переднего целома (рис. 96, В); наконец, у некоторых торнарий (плечинки Кишечнодышащих), видовой принадлежности которых осталась неустановленной, средние и задние целомические мешки образуются из скопления мезенхимных клеток, которые тоже выселяются из протоцеля (Morgan, 1894; Давыдов, 1944; рис. 96, Г). Кроме того, в хоботке Кишечнодышащих из мезенхимных клеток образуется пульсирующий перикардиальный пузырек, который считается гомологом первого протоцеля Иглокожих.

Существование столь различных вариантов энтероцельного образования целома в пределах сравнительно небольшой группы животных — класса Enteropneusta — представляет большой интерес. Отсутствие какого-то одного прочно закрепившегося варианта является, возможно, примитивной чертой. У Иглокожих способы

образования целома варьируют не так сильно, и этот процесс чаще всего протекает по типу *Saccoglossus pusillus* (рис. 96, В); к этому типу приближается и развитие *Pogonophora*. С другой стороны, свойственное *S. kowalevski* образование пяти целомических мешков из независимых выпячиваний первичной кишки присуще также Ланцетнику (см. ниже).

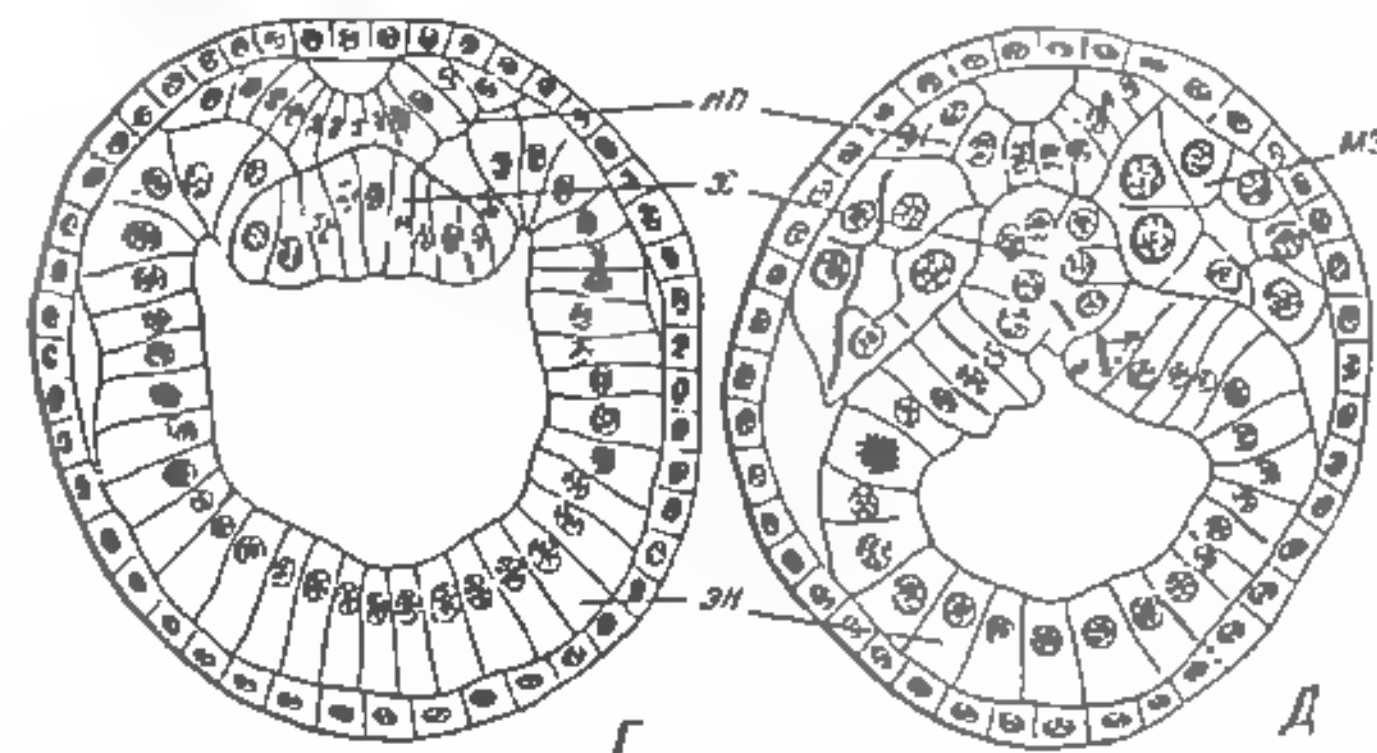
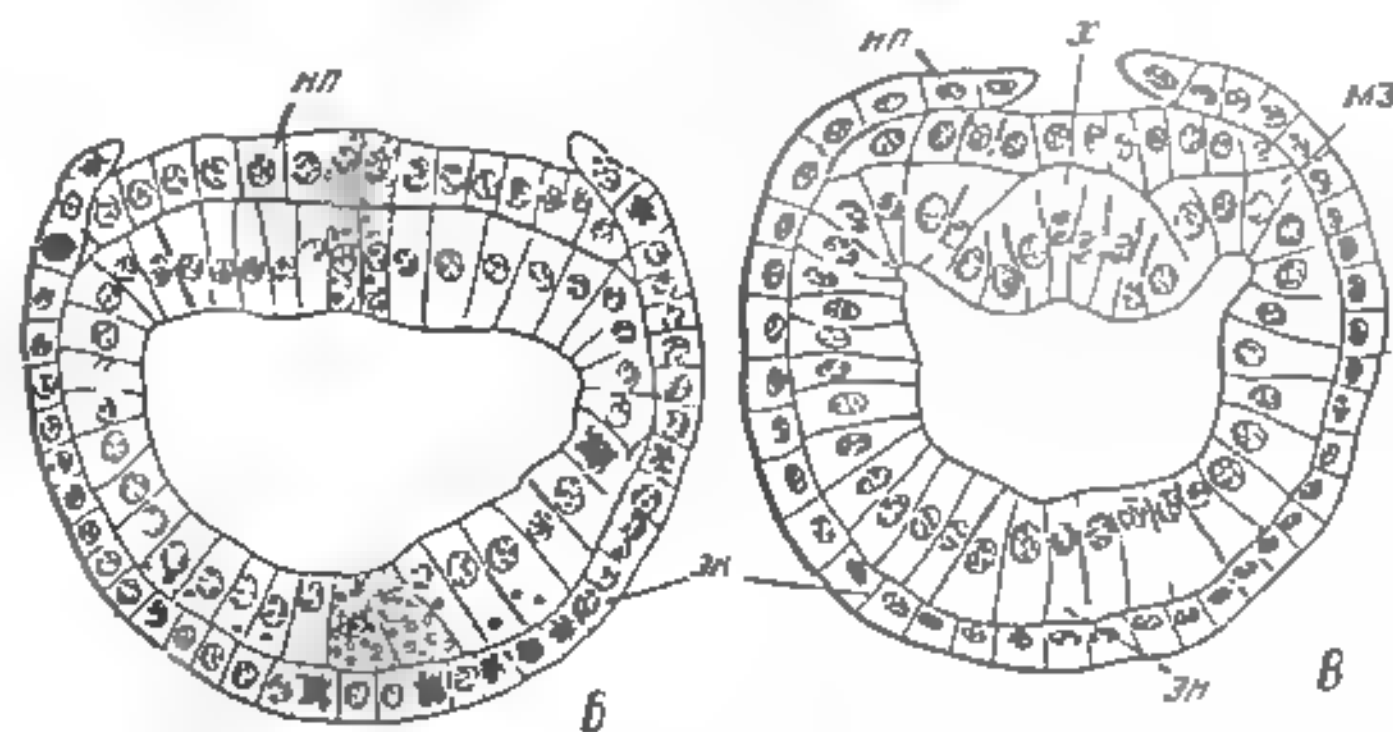
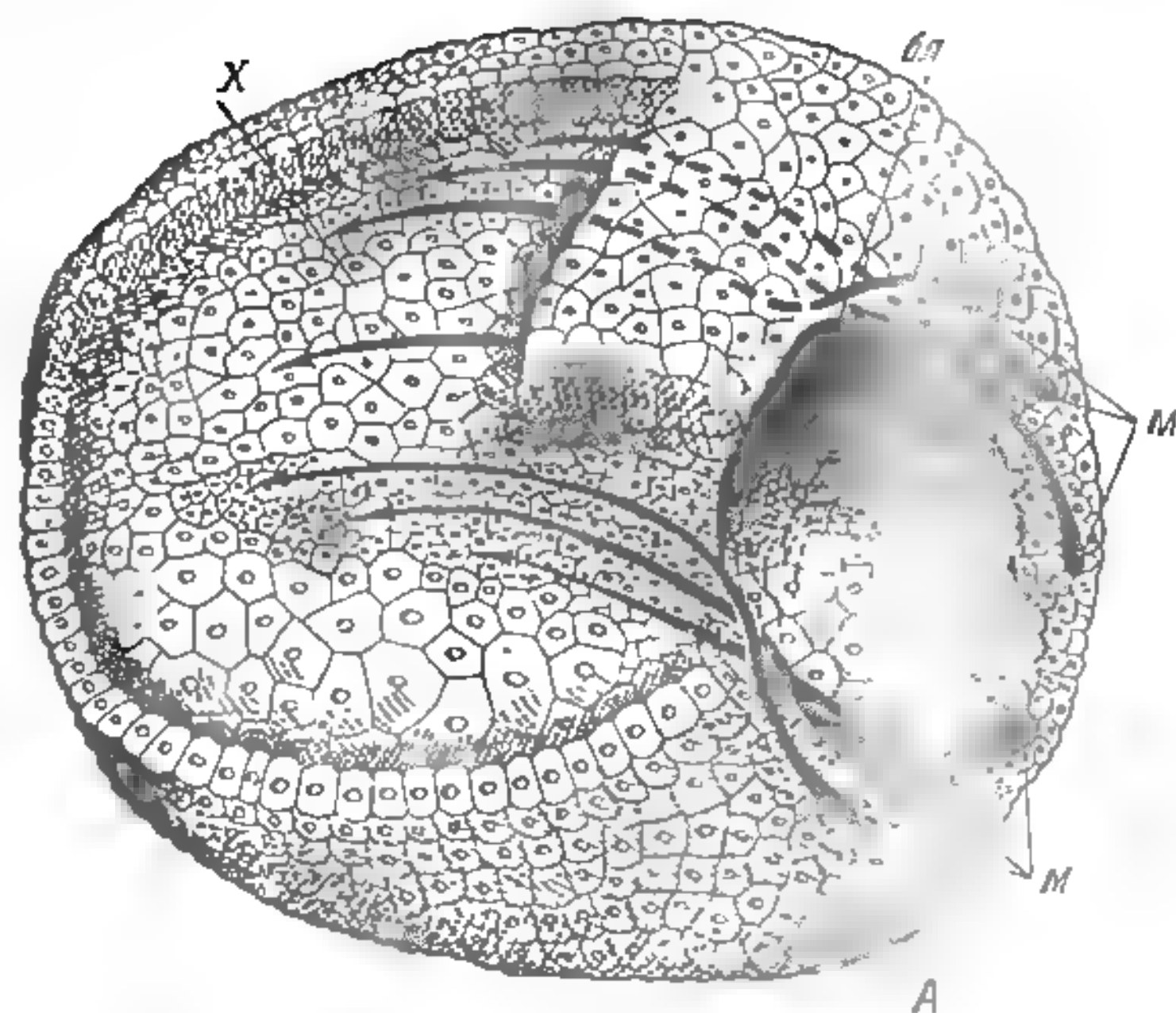
Ascidia и Tunicata

Как уже отмечалось, в дробины низших Хордовых — Асциды и Tunicata (особенно у последних) уже проявились признаки билатеральной симметрии. Накануне гастрюляции (на стадии 64 бластомеров) на вегетативном полюсе Асцидий различается группа из 10 энтодермальных клеток, к которым с дорсальной стороны примыкает поперечный ряд из четырех хордобластов, за которыми ближе к экватору лежат такой же ряд из четырех нейробластов, а с брюшной стороны энтодерма граничит с серповидной группой мезодермальных клеток (см. рис. 25, Г); анимальная половина бластулы состоит из эктодермы. Сходным образом расположены зачатки и в бластуле Ланцетника, хотя они состоят из многих клеток и не так ясно очерчены. Гастрюляция начинается у Ланцетника, когда зародыш состоит приблизительно из 1000 клеток; она осуществляется путем инвагинации, но и в ней уже проявляется билатеральная симметрия. После погружения внутрь энтодермы бластопор приобретает треугольную форму, так что в нем различаются дорсальная и две боковые губы (рис. 97, А). Через дорсальную губу инвагинирует зачаток хорды, а через боковые губы — мезодерма.

По окончании инвагинации гастрюла имеет слегка вытянутую форму, ее спинная сторона уплощена, а брюшная более выпукла. Как можно видеть на поперечном разрезе (рис. 97, В), спинная часть эктодермы представлена нервной пластинкой, а спинная часть архентерона — его „крыша“ — зачатком хорды; „дно“ архентерона составляет энтодерма. Мезодерма, которая на стадии бластулы располагалась вентральнее энтодермы, теперь занимает дорсолатеральное положение по бокам от хорды. Она попадает на это место потому, что погружается внутрь двумя изгибами, продвижение которых отклоняется в дорсальном направлении.

Зародыш постепенно удлиняется, и происходит обособление основных зачатков (рис. 97, В-Д). Зачаток хорды сначала имеет форму пластинки, затем — открытого низу желобка, а еще позднее образует плотный осевой стержень. Из двух желобкообразных выпячиваний стенки архентерона образуются два удлиненных целомических мешка (метацели). Оставшаяся часть архентерона тоже проходит стадию широко открытого сверху желоба, а потом замыкается в трубку. Одновременно происходит формирование нервной трубки (нейруляция): кожная эктодерма начинает нарастать на нервную пластинку с боков и сзади, а сама пластинка сворачивается в трубку. При этом эктодерма прикрывает не только заднее отверстие нервной трубки, но и бластопор, вследствие чего возникает временное сообщение между нервной трубкой и кишкой — так называемый нервно-кишечный канал. Замыкание нервной трубки спереди несколько запаздывает, поэтому передний конец нервной трубки некоторое время открывается наружу отверстием — нейропором. Впоследствии нейропор и нервно-кишечный канал исчезают. На месте бластопора у Ланцетника образуется вторично анальное отверстие, рот возникает на переднем конце зародыша субтерминально.

Однако описанным выше образом обособляется не вся мезодерма, а только та ее часть, которая гомологична соматоцелям Иглокожих и туловищным целомам Кишечнодышащих. Эти целомические мешки по мере удлинения зародыша подразделяются вторично в последовательности спереди назад на ряд сегментов. После образования приблизительно 10 пар вторичных сегментов от передней части архентерона энтероцельным способом обособляется еще одна пара целомических мешков — мезоцели,



впереди от нее — непарный целомический мешок, который вскоре разделяется на два протоцеля. Впоследствии из левого протоцеля развивается так называемая ямка Гатчека — небольшая полость, открывающаяся наружу, и из правого протоцеля и мезоцелей — целомические полости головного конца. Более сложным путем протекает развитие остальных целомических мешков. Они сильно увеличиваются в объеме и подразделяются каждый на дорсальную (миотом) и вентральную (спланхнотом) части, после чего все спланхнотомы сливаются и образуют общую полость тела (спланхнотель), а миотомы распадаются на зачатки мускулатуры (собственно миотом), слой подкожной мезенхимы (дерматом), зачаток соединительной ткани (склеротом), из которого формируются оболочка хорды и прослойки между мышечными сегментами) и зачаток половой системы (гонотом).

Можно отметить две особенности гастрюляции у Ланцетника: 1) перемещение клеток во время инвагинации. Кроме того, что материал мезодермы, лежащий в вентральной части бластулы, попадает в дорсальную часть архентерона; 2) вторая фаза гастрюляции (выделение мезодермы из состава архентерона) совпадает по времени с началом органогенеза — обособлением зачатков хорды и формированием нервной трубки.

Сходным образом протекает гастрюляция у Асцидий (см. рис. 25, В), но она имеет некоторые отличительные особенности, связанные отчасти с тем, что зародыш состоит в этом время из сравнительно небольшого количества клеток (гастрюляция начинается на стадии 76 бластомеров). Полоска клеток, образующая медиодорсальную часть стенки архентерона, обособляется и дает зачаток хорды. По мере удлинения зародыша эти клетки принимают двурядное, а затем однорядное расположение. Мезодерма выделяется из стенки архентерона в форме двух плотных клеточных лент, дальнейшее развитие которых протекает гораздо проще, чем у Ланцетника. Передние концы этих лент распадаются на отдельные клетки, которые рассеиваются в переднем расширенном отделе тела зародыша (т. е. дает мезенхиму), а задняя часть, состоящая обычно из 3–4 рядов крупных клеток, дает мышцы хвоста головастикоподобной личинки. Хотя в этих мезодермальных зачатках полости не образуются, они, по-видимому, соответствуют 3-й паре целомов (метацелям) Полухордовых и Ланцетника. Гораздо позднее (уже во время органогенеза) из впячиваний заднебрюшной стенки глотки развиваются два обширных тонкостенных мешка — эвкарды. Одновременно сходным энтероцельным способом или из сгущения мезенхимных клеток образуется непарный перикардиальный пузырек; путем выпячивания части стенки этого пузырька развивается сердечная трубка, а ее часть, оставшаяся на поверхности, образует собственно перикард, или околосердечную сумку. Имеются достаточные основания полагать, что перикардиальный пузырек гомологичен протоцелю, а эвкарды — мезоцелям (рис. 98; Иванова-Казас, 1974б, 1988а). Из оставшейся стенки архентерона в туловищной части зародыша образуется замкнутый зитодермальный пузырек, из которого затем формируется пищеварительная система личинки, а в хвостовом отделе — проходящий под хордой тяж клеток субхордальной энтодермы.

Еще более упрощен процесс гастрюляции у Аппендикулярий, которая происходит на стадии 16 бластомеров и осуществляется путем эпиболии (рис. 99). Из других Оболочников заслуживают упоминания также Огнетелки (Pyrosomida), у которых

Рис. 97. Гастрюляция Ланцетника.

А — перемещение клеток в процессе гастрюляции (по: Заварзин, 1935), Б–Д — обособление основных зачатков (по: Cerfontain, 1906). бл — бластопор, М — направление движения мезодермальных клеток, МЗ — мезодерма, нп — нервная пластинка, X — направление движения клеток хорды, х — зачаток хорды, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

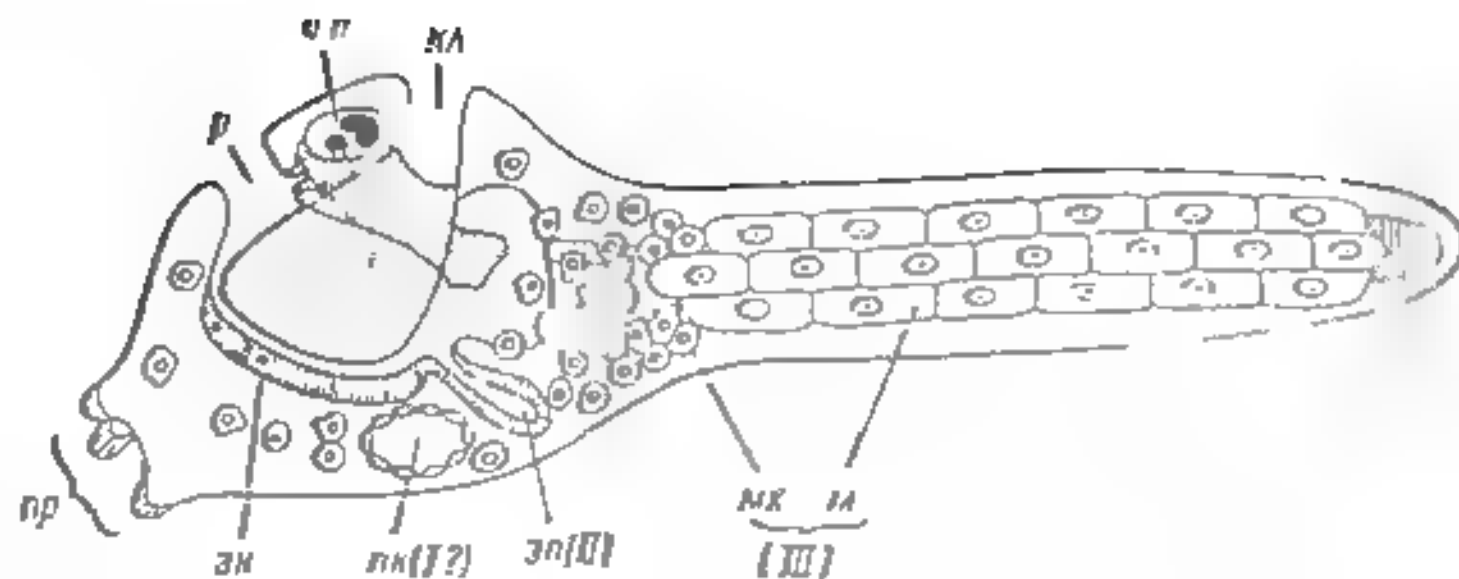


Рис. 98. Дериваты целома у личинки Асцидии (по: Иванова-Казас, 1988а).

кл — клоакальный сифон, м — мышцы хвоста, мх — мезенхима, лк — перикард, пр — прикрепительный аппарат, р — ротовой сифон, чп — чувствительный пузырек, эн — эндостиль, эп — эпикард. Римские цифры в скобках — мезодерма I—III пары сегментов.

дробление протекает по дискоидальному типу, а гаструляция представляет собой сплочение элиболии (обрастание желтка бластодиском) и дегаминации (собственно обособление зародышевых листков).

Взрослые Асцидии обладают высокой регенеративной способностью, а многие из них могут также размножаться бесполом путем. На первый взгляд это противоречит строгой детерминированности эмбрионального развития Асцидий, но противоречие это кажущееся, так как детерминация касается только личиночных органов, которые разрушаются при метаморфозе. Поскольку мне уже неоднократно случалось рассматривать бесполое размножение Асцидий и других Оболочников (см.: Иванова-Казас, 1972, 1977б, 1978), то здесь я коснусь только той стороны проблемы, которая имеет прямое отношение к зародышевым листкам.

Формы бесполого размножения у Асцидий очень разнообразны и могут осуществляться при участии различных органов и тканей. Однако его можно свести к двум типам: делению и почкованию, хотя некоторые специализированные формы деления приобрели вторичное сходство с почкованием (такое так называемое пилорическое и столонияльное почкование). В результате этих процессов получают почки или фрагменты тела (для простоты я буду называть эти фрагменты тоже почками), наружный слой клеток которых происходит от эпидермиса исходного организма, а внутри могут находиться клеточные элементы различного происхождения. По этому признаку Бриан (Brian, 1948, 1958) различает четыре формы бесполого размножения: энтеро-эпикардальное, эпикардальное, эктобластическое и мезобластическое.

Первые две из названных форм размножения наблюдаются у представителей сем. Polyclinidae. Тело этих Асцидий имеет сильно вытянутую форму и подразделяется на

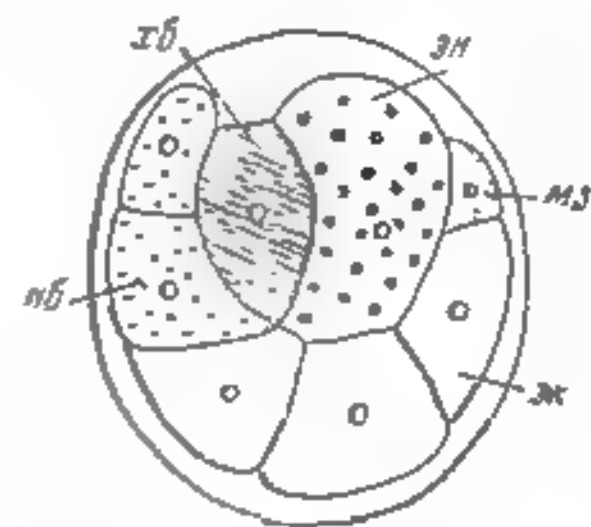


Рис. 99. Зародыш *Oiscopleura dioica* на стадии 16 бластомеров (по: Delsman, 1910).

мз — мезобласт, нб — нейробласт, хб — хордобласт, эк — эктобласт, эн — энтобласт.

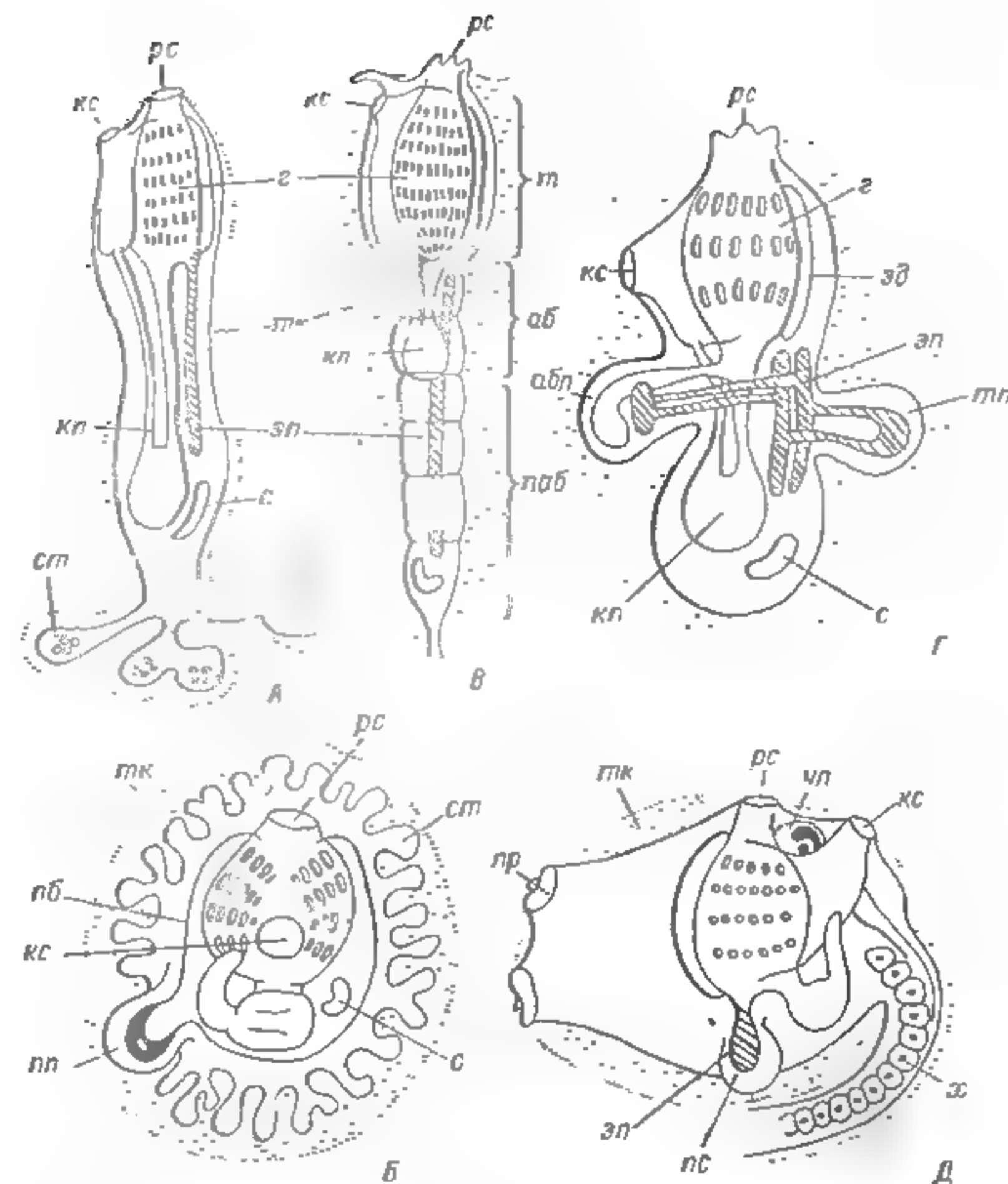


Рис. 100. Типы бесполого размножения у Асцидий (по: Иванова-Казас, Кричинская, 1988).

А — сосудистое почкование *Clovelina*, Б — паллеальное почкование *Botryllidae*, В — множественное поперечное деление *Polyclinidae*, Г — пилорическое почкование *Didemnidae*, Д — столонияльное почкование *Polyclinidae* (поздний зародыш с зачатком пролиферирующего столона). аб — абдомен, пб — абдоминальная почка, з — глотка, кп — кишечная петля, кл — клоакальный сифон, пс — стенка перибранхиальной полости, пбб — постабдомен, лп — паллеальная почка, пр — органы прикрепления, пс — пролиферирующий стolon, рс — ротовой сифон, с — сердце, са — сосудистые почки, ст — сосуды туники, г — торакс, тк — туника, тп — торкальная почка, х — хорда, чп — чувствительный пузырек, эн — эндостиль, эп — эпикард.

слитный эпикард и сердце (но у многих Поликлинид постабдомен как обособленный отдел тела не выражен). Бесполое размножение осуществляется у Поликлинид путем множественного поперечного деления — стробилиации (рис. 100, В). Получающиеся в результате передние фрагменты тела содержат части пищеварительного тракта и эпикарда (т. е. органов энтодермальной и мезодермальной природы), за счет которых происходит восстановление всех недостающих частей, так что специфичность зародышевых листков не нарушается. В этом случае развитие протекает по энтеро-эпикардальному типу. Но во фрагментах, образовавшихся из постабдомена, все

внутренние органы нового индивида (включая пищеварительную и нервную систему) развиваются за счет эликарда; это почкование эликардиального типа.

К энтеро-эликардиальному типу относится также пилорическое почкование Асцидий из сем. *Didemnidae* (рис. 100, Г), а к эликардиальному — столончатое почкование *Polyclitoridae* (рис. 100, Д). В последнем случае еще у личинки образуется короткий стolon, представляющий собой выпячивание эктодермы, в которое входит левый эликард (по-видимому, это сильно редуцированный постабдомен). От этого stolона отделяется одна (у *Distaplia*) или несколько (у *Hypsistozoa*) почек.

Мезобластическое почкование наблюдается у *Clavelinidae* и *Perophoridae*. У этих Асцидий от базальной части тела отходят так называемые сосудистые stolоны — эпидермальные трубки, по которым циркулирует кровь. По всей длине сосудистого stolона проходит мезенхимная септа, которая разделяет центробежный и центростремительный ток крови. У *Clavelina* на концах stolонов образуются вздутия, в которых скапливаются кровяные клетки, а мезенхимная септа частично распадается (рис. 100, А). Из получившейся клеточной массы формируется пузырек с эпителиальной стенкой, за счет которого развиваются все внутренние органы.

Сосудистые почки формируются также у некоторых *Botryllidae*, но для этого семейства более характерно паллеальное почкование, при котором в базальной части тела тоже образуется эпидермальное выпячивание, содержащее сходное выпячивание наружной стенки перибранхиальной полости (рис. 100, Б). У этих Асцидий весь комплекс внутренних органов развивается за счет перибранхиального эпителия, а так как сам этот эпителий является производным эктодермы, то паллеальное почкование относится к эктобластическому типу.

Итак, мы видим, что только при энтеро-эликардиальном почковании почка имеет довольно сложное строение и существенных нарушений специфичности зародышевых листков не происходит; во всех остальных случаях в развитии почки имеется стадия, когда она состоит из двух эпителиальных пузырьков, один из которых заключен внутри другого. Между ними обычно еще остается некоторое количество кровяных, а иногда и мышечных клеток. Эти три составных элемента почки несколько напоминают зародышевые листки, из-за чего Бриан (Вилл, 1958) сравнивает такую почку с гастролой. Однако это лишь поверхностное сходство, так как составные элементы почки ни по своему происхождению, ни по проспективному значению зародышевым листкам не соответствуют. Хотя наружный эпителий почки происходит из эпидермиса материнского зооида, его проспективное значение гораздо уже, чем у эмбриональной эктодермы, так как из него развиваются только кожные покровы бластозооида, а другие эктодермальные органы (нервная система, перибранхиальные полости) развиваются из внутреннего эпителиального пузырька. Сходным образом и мезенхима почки соответствует не всей мезодерме, а только ее нецеломической части, она дает начало кровным клеткам, кожным мышцам и соединительной ткани, но не сердцу и эликарду. Зато внутренний пузырек почки, независимо от того, происходит ли он от мезенхимы, эликарда или перибранхиального эпителия, проявляет очень высокие морфогенетические потенции и дает начало пищеварительному тракту, перибранхиальным полостям, нервной системе, сердцу и эликарду.

Бесполое размножение пелагических Оболочников (*Pyrosomida*, *Doliolida*, *Salpae*) произошло от столончатого почкования Асцидий, но сопровождается усложнением пролиферирующего stolона путем вовлечения в него дивертикулов от всех основных органов материнского зооида. Так, в stolон Пирсомид входят глоточная трубка, перикардиальная трубка, две перибранхиальные трубки, нервный и половой тяжи, от которых затем происходят соответствующие органы бластозооида. Таким образом, казалось бы, можно говорить не только о специфичности листков, но и о специфичности органов. Однако в пролиферирующем stolоне Дוליолид тоже содержатся плотные клеточные тяжи, происходящие от разных органов матери, но из

них странным образом развиваются совсем не те органы, от которых они берут начало. Так, нервная система бластозооида развивается из мезодермального тяжа, пищеварительный канал и мезодерма — из клоакального (т. е. эктодермального) тяжа, а парные глоточные тяжи дают половой зачаток (Нейтмалл, 1935; Codeaux, 1957—1958). Причины такого резкого изменения проспективного значения зачатков остаются загадочными.

Авторы, понимающие специфичность зародышевых листков как резкое ограничение их потенций и считающие эту специфичность основным ядром теории зародышевых листков, часто используют приведенные факты как аргумент против этой теории. Однако выше уже отмечалось, что жесткая специфичность зародышевых листков вовсе не является их изначальным и неотъемлемым свойством. Кроме того, развитие зачатков органов из определенных зародышевых листков находится под контролем эмбриональных морфогенетических корреляций. А в формировании почки участвуют не зародышевые листки, а ткани взрослого животного (или позднего зародыша — у *Polysiphonidae* и *Botryllidae*), которые по своим свойствам отличаются от зародышевых листков; после разделения тела на фрагменты или обособления почки между составляющими ее тканевыми элементами возникают коррелятивные отношения нового типа. Если процессы гастрюляции (во всяком случае в их примитивной форме) в какой-то мере рекапитулируют начальные этапы эволюционного формирования первичных органов у Многоклеточных животных, то в процессах бесполого размножения можно искать лишь рекапитуляцию тех восстановительных процессов, на базе которых давняя форма бесполого размножения возникла. Поэтому нет ничего удивительного в том, что теория зародышевых листков к бесполому размножению неприменима.

Апатния с голобластическим развитием

У низших Позвоночных (Апатния) в зависимости от типа дробления (голобластического или меробластического) различаются и 2 типа гастрюляции. Голобластическое дробление свойственно Миногам среди Круглоротых, Двоякодышащим и Осетровым рыбам и большинству Амфибий. Переходные формы дробления от голобластического к меробластическому наблюдаются у Костных ганоидов (*Amia*, *Lepidosteus*) и у некоторых Амфибий. У всех этих животных развивается неравномерная целобластула, стенки которой состоят из нескольких слоев клеток. Особенно крупные клетки вегетативной части бластулы образуют так называемую желточную подушку; бластоцель сдвинута к анимальному полюсу. Из названных животных процессы гастрюляции лучше всего изучены у Амфибий.

Как было замечено еще в прошлом столетии, клетки, составляющие стенку бластулы Лягушки, по морфологическим признакам образуют два разнородных слоя. Это было подтверждено и новейшими исследованиями — изучением стенки бластулы с помощью светового микроскопа на срезах (Nieuwkoop, Florschütz, 1950) и методами сканирующей электронной микроскопии на разломах и с поверхности (Keller, Schoenwolf, 1977; Keller, 1978). Самые поверхностные, содержащие пигмент клетки образуют нечто вроде однослойного эпителия („монослой“) и соединены друг с другом специализированными контактами (tight junctions). При всех связанных с гастрюляцией перемещениях поверхностный слой сохраняет свою целостность, хотя отдельные клетки изменяют свою форму (растягиваются, сжимаются) и перераспределяются в пределах этого слоя. В более глубоком слое толщиной в несколько клеток последние располагаются более рыхло и беспорядочно и связаны друг с другом только своими отростками. Между поверхностным и глубоким слоями бластодермы обмена клетками не происходит; поверхностные клетки делятся только в антиклинальном направлении, образуя при этом дочерние клетки остаются в составе поверхностного

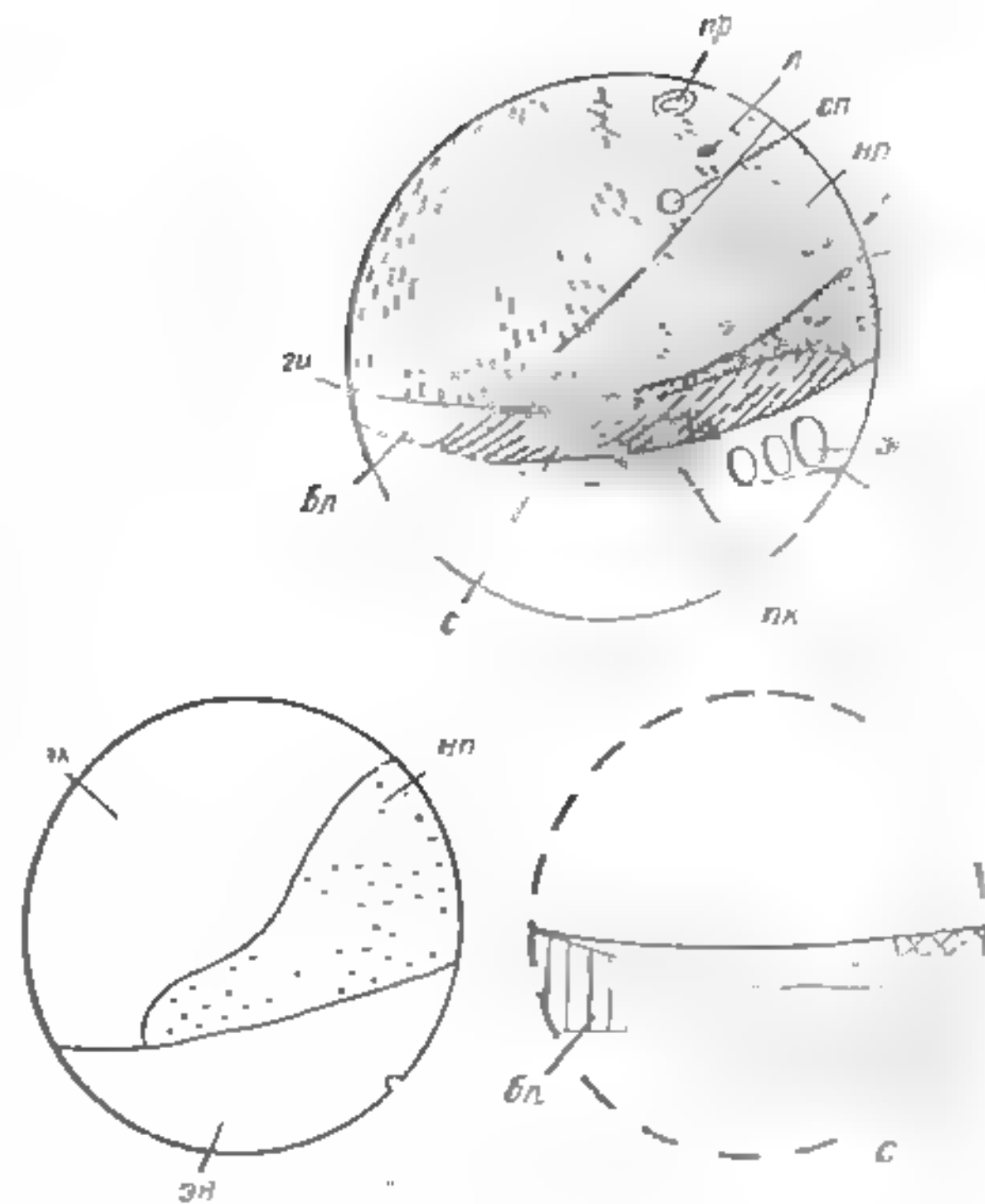


Рис. 101. План расположения зачатков в бластуре Бесхвостых амфибий (А — по: Vogt, 1929; Б и В — по: Рефф, Кофмен, 1986).

Б — поверхностный, В — глубокий слой клеток, Сп — боковая пластинка мезодермы, гг — граница эктодермы головы, ги — граница инвагинирующей области, жц — энтодерма жаберных щелей, ич — инвагинационная ямка (место первого появления бластопора), л — зачаток линзы, ил — нервная пластинка, пк — область передней конечности, пр — область присоски, с — сомиты, сл — слуховой пузырек, х — зачаток хорды, эк — эктодерма, эн — энтодерма.

слоя. Такое двуслойное строение стенки бластулы обуславливает некоторые особенности гаструляции, которые были обнаружены сравнительно недавно.

Распределение пигмента в поверхностном слое клеток бластулы такое же, как в оплодотворенном яйце до начала дробления: большая анимальная часть бластулы пигментирована, а в вегетативной половине пигмента нет; граница между темной и светлой частью бластулы не очень резкая и называется маргинальной (краевой) зоной; она особенно размыта на будущей спинной стороне зародыша, где различается уже упомянутый выше серый серп. У Тритона пигментация не такая сильная, но распределается сходным образом. В области серого серпа лежат клетки, которые позднее входят в состав хорды и отчасти мезодермы. Расположение других презумптивных (предполагаемых) зачатков на стадии бластулы было выяснено Фогтом (Vogt, 1929), который первым применил методику нанесения меток прижизненными красителями на поверхность зародыша для изучения морфогенетических движений (перемещения клеточных масс) при гастрюляции. Таким путем Фогт составил карты презумптивных зачатков на стадии бластулы у *Pleurodeles* (Urodela) и *Bombinator* (Амфибий и Ланцетника обнаруживаются лишь незначительные различия. Главное из них

состоит в том, что у *M. fischeri* материал мезодермы образует в маргинальной зоне почти полное кольцо, но его основная масса влотно прижата к хорде, в то время как у *Ландетника* и *Асцидий* зачатки хорды и мезодермы занимают диаметрально противоположные место и приходят в контакт друг с другом лишь в процессе гаструляции. План расположения эмбриональных зачатков в бластуле *Осетровых* сходен с таковым у *Амфибий* (alle, 1980), а у *Миноги* (по данным Чекановской, 1941) в расположении зачатков наблюдается больше сходства с *Ландетником*, чем с *Амфибиями*.

Позднее различия авторами (Molomuga, 1932; Nakamura, 1942; Pasteels, 1942) были получены также же карты для других видов Хвостатых и Бесхвостых амфибий, которые подтвердили данные Фогта и внесли лишь не очень значительные дополнения и уточнения. Более существенные коррективы в представление о расположении зачатков у Бесхвостых амфибий были внесены Детлаф (1946б, 1983), которая показала, что поверхность эмбриона; боковые слои бластодермы различаются не только морфологически, но и по активности аутолизиса, — обстоятельство, оставшееся не замеченным Фогтом. Что касается двойственной природы бластодермы, Детлаф на своей схеме изображает эмбриона Аппа на сагиттальном разрезе. Аналогичные наблюдения сделаны и другими авторами (Lövström, 1966, 1975; Lövström, Lövtur, 1979; Keller, 1975, 1976). Детлаф считает, что двойственное строение бластодермы является отличительной особенностью Бесхвостых амфибий, но Левтрул (Lövtur, 1975) описывает расположение презумптивной нервной трубки в глубоком слое бластодермы и у Хвостатых амфибий; это изображено на двух дополняющих друг друга картах (рис. 101, Б, В). Двойственность эктодермальной и хордомезодермальной части стенки бластулы отмечена также и у Осетровых рыб (Детлаф, Гинзбург, 1954). Об участии описанных двух слоев бластодермы в процессах органогенеза будет сказано позднее.

Из-за наличия желточной подушки типичная инвагинация (прогибание внутрь вегетативной стенки бластулы) у Амфибий невозможна, вследствие чего процесс гастрюляции сильно усложнен. Вегетативная часть бластулы остается пассивной, а ее анимальная стенка растягивается, распространяется в сторону вегетативного полюса и покрывает весь зародыш, что можно трактовать как эпиболию. Клетки, расположенные несколько ниже экватора (в так называемой маргинальной зоне), тоже движутся к вегетативному полюсу, но, не дойдя до него, начинают погружаться внутрь и двигаться в противоположном направлении — к анимальному полюсу. Этот процесс называют инволюцией (подворачиванием). Одновременно происходит конвергенция — стягивание клеток маргинальной зоны к дорсальной стороне зародыша, где происходит концентрация важнейших зачатков.

II эпибolia, и подворачивание происходят наиболее активно на дорсальной стороне. Поэтому бластопор появляется в виде небольшой поперечной складки немного ниже средней части серого серпа (рис. 102, А, Б). Затем эта складка приобретает дугообразную форму, а к концу гастрюляции — форму кольца. Иными словами, сначала образуется дорсальная губа бластопора, потом его боковые губы, а еще позднее — вентральная губа. На начальных стадиях подворачивания в области бластопоральной бороздки клетки имеют характерную бутылковидную форму (как при плотном вращении). В процессе гастрюляции поверхностные клетки перемещаются непрерывным пластом, а более глубокие двигаются без связи друг с другом; некоторые из них даже принимают амёбонидную форму (Nakatsuji, 1974). В результате этих процессов в дорсальной части зародыша возникает полость архентерона, которая постепенно вытесняет бластоцель (рис. 102, В, Г), а в области вентральной губы образуется лишь неглубокая складка. После того как бластопор станет кольцеобразным, из него еще высвобождается масса богатых желтком нелигментированных клеток энтодермы — так называемая желточная пробка. Замыкание бластопора завершается на вегетативном полюсе, но клетки, которые находились на этом месте до начала гастрюляции,

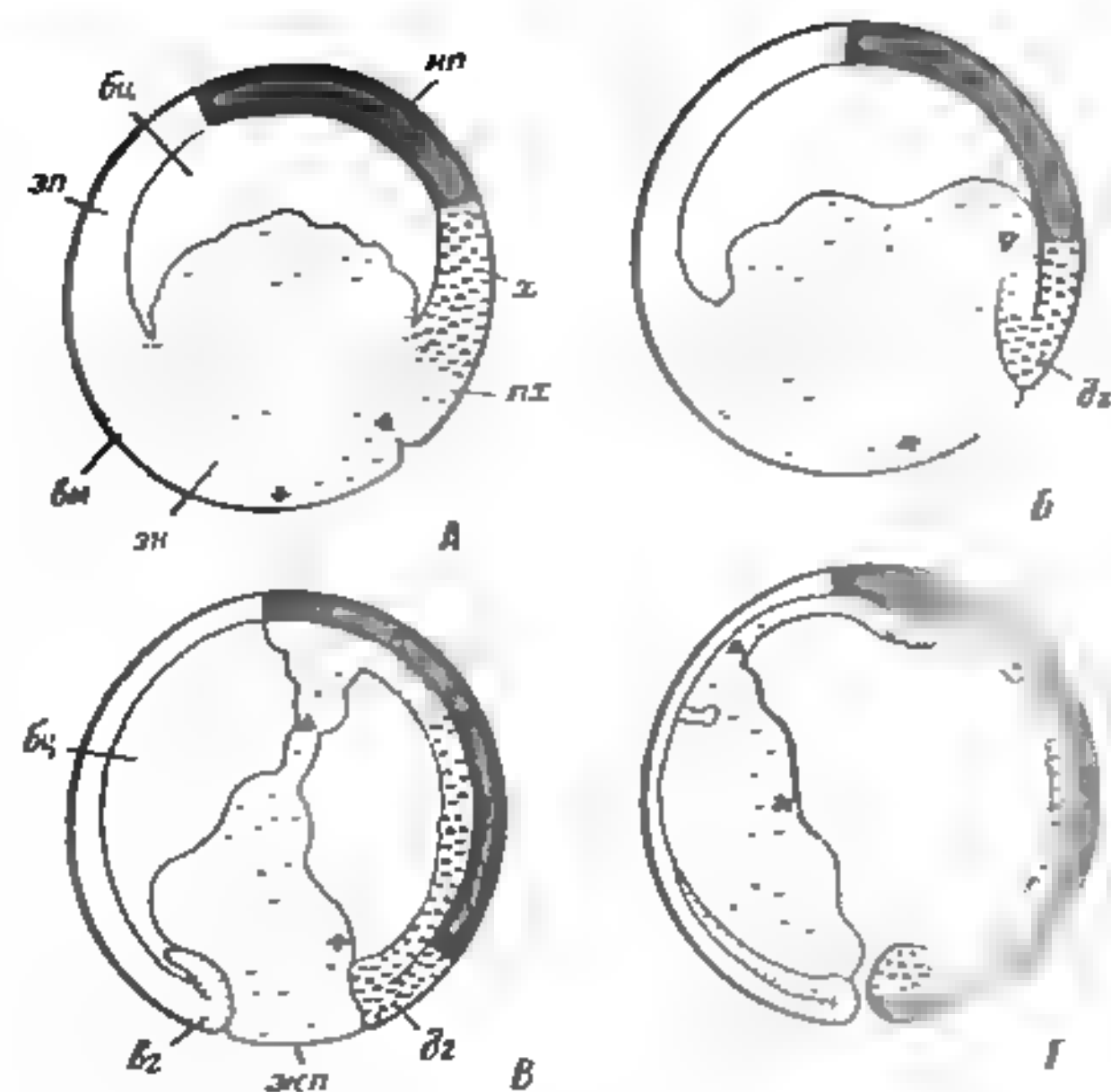


Рис. 102. Гастрюляция Амфибий на схематических сагиттальных разрезах (по Vogt, 1929).

А–Г – последовательные стадии процесса. бц – blastocoel, вг – ventral lip, дг – dorsal lip, х – notochord, з – gut, эп – ectoderm.

оказываются в брюшной части архентерона (рис. 102, Г). В самом конце гастрюляции blastopore принимает форму продольной щели и разделяется на два отверстия; ventral opening закрывается, но на его месте образуется анус, а на месте dorsal opening – перво-кишечный канал. В процессе гастрюляции через dorsal lip blastopore проходят клетки хорды, которые образуют крышу первичной кишки, и отчасти – мезодерма. Основная часть мезодермы вместе с энтодермой уходит внутрь через боковые и ventral lip blastopore. Желточная подушка остается на поверхности, но по мере расширения полости архентерона она оттесняется к брюшной стороне зародыша. Большая часть мезодермы обособляется от стенок архентерона путем дегламации еще во время описанных выше процессов эпиболит и подворачивания. Она образует между ecto- и энтодермой тонкую прослойку („мезодермальную мантию“), которая распространяется в анимальном направлении, особенно быстро в dorsal part зародыша.

У Хвостатых амфибий зачатки хорды и сомитов некоторое время образуют крышу архентерона, затем боковые стенки примыкающего к ним энтодермального листка смыкаются под ними и образуют замкнутый мешок – зачаток дефинитивного кишечника. При этом между хордой и кишкой образуется тонкий тяж клеток – гипохорда, которая позднее исчезает. По мнению Фогта, гипохорда относится к мезодерме, а Левтруп полагает, что она образуется из клеток, которые на стадии blastula лежат в поверхностном слое хордальной пластинки.

У Бесхвостых амфибий крышу архентерона образует гипохордальная пластинка, которая отделяет gastrular cavity от зачатков хорды и сомитов. Потом эта пластинка тоже выходит из стенки архентерона. Как показали экспериментальные исследования Деллаф (1946а), гипохордальная пластинка развивается у Алыга из поверхностного слоя клеток в области хордального зачатка.

После своего выделения из состава первичной кишки зачаток хорды преобразуется в узкий продольный тяж. Спереди он без резкой границы переходит в прехордальный тяж, формирующийся из прехордальной пластинки, т. е. из той части blastoderm, которая на стадии blastula лежит вегетативнее зачатка хорды, а после гастрюляции оказывается в самой глубокой части архентерона. Затем, по данным Фогта, прехордальный тяж распадается на клетки мезенхимного типа.

Сходным образом протекает гастрюляция и у других Ампипл с полным дроблением. У Миноги мезоперма временно входит в состав стенки архентерона (Чекановская, 1941), а у Стетры рыб формируется такая же гипохордальная пластинка, как у Алыга (Деллаф, Гинзбург, 1954). Типичного энтероцельного образования мезодермы (путем пузырьчатых выделений стенки архентерона) у Позвоночных мы уже не встречаем.

В механике гастрюляции Амфибий Гольцфретер (Holtfreter, 1943) придает большое значение описанной им мембране („sheet“), связывающей поверхностный слой клеток. Благодаря наличию этой пленки при перемещении многослойных клеточных масс не происходит смешения и слияния зачатков. Но при более поздних электронномикроскопических исследованиях она не была обнаружена (см.: Pasteels, 1964).

Дорсальная губа blastopore, через которую в процессе гастрюляции проходит клеточный материал осевых органов, играет важную роль и в физиологии развития Амфибий. При трансплантации дорсальной губы blastopore ранней гастрюлы *Triton cristatus* на боковую часть зародыша *T. taeniatus* на той же стадии развития у хозяина (реципиента) развивался вторичный комплекс осевых органов – „вторичный зародыш“ (Spemann, Mang, 1924). Гетеропластический характер этого эксперимента позволяет точно установить, какие части вторичного зародыша развиваются из клеток донора, а какие – из клеток хозяина. Оказалось, что из самого трансплантата развивается только хорда и часть мезодермы, а остальная мезодерма, нервная система, слуховые пузырьки и почечные каналы развиваются под влиянием трансплантата из тканей хозяина. Это влияние получило название эмбриональной индукции, а сама дорсальная губа blastopore – первичного эмбрионального индуктора, или организатора.

Это открытие побило начало новому направлению в экспериментальной эмбриологии, результаты которого получили освещение в ряде сводок (см.: Гексли, де Бер, 1936; Сахел, Топволел, 1962; Игнатова, 1967; Nieuwkoop, 1973; Yamada, 1981; Михайлов, 1988). Здесь же достаточно отметить, что сходную роль играет дорсальная губа blastopore и у других Хордовых, причем особенно важным ее компонентом является зачаток хорды. У Амфибий зачаток хорды „работает“ в сочетании с мезодермой, а у Асцидий – с передними энтодермальными blastomeres (Traut, 1979). Имеются также наблюдения, из которых следует, что и у Амфибий роль первичного индуктора играет не комплекс зачатков, расположенных в начале гастрюляции в области дорсальной губы blastopore, а энтодерма. Эксперименты Ньюкупа и Уббельса (Nieuwkoop, 1969; Nieuwkoop, Ubbels, 1972) показали, что при культивировании изолированной анимальной стенки blastula из нее развивается только атипичная эктодерма, а при ее культивировании в комбинации с элементами энтодермы она дает не только все эктодермальные, но и мезодермальные структуры и даже глоточный отдел кишечника. Таким образом, анимальная стенка blastula обладает плюрипотентностью, которая реализуется при индуцирующем влиянии со стороны энтодермы. Что же касается вегетативной половины blastula, то в экспериментальных условиях из нее не развивается ничего, кроме энтодермальных органов. Из этого следует, что дорсальная губа blastopore („хордомезодерма“) принимает на себя функции организатора позднее.

У большинства Хордовых во взрослом состоянии хорды нет, но во время эмбрионального развития ее зачаток формируется (полное отсутствие зачатка хорды

наблюдается только у Пиромид и Сальп. Такую стойкую рекапитуляцию анцестрального признака в разитии можно объяснить той важной ролью, которую играет зачаток хорды в системе морфогенетических корреляций (Памельгаузен, 1969). Кольцол (1934) допускает даже, что первичной функцией хорды была не опорная, а индукция нервной трубки, и что эта функция сохранилась у всех Позвоночных в почти неизменном виде. Однако если вспомнить, что опорная функция хорды яснее всего выражена как раз у низших Хордовых (Ланцетника, Аппендику тарий, личинок Асцидий), необоснованность этой идеи станет ясной. Вообще трудно себе представить возникновение эмбриональной структуры, не являющейся зачатком какого-то полезного органа, специально для участия во взаимодействии с другими зачатками.

В конце гаструляции та часть эктодермы, которая дает впоследствии кожные покровы, растягивается и утончается, а в области нервной пластинки клетки стягиваются к медианной линии (этот процесс Фогт называет конвергенцией), и эта пластинка становится более толстой. Одновременно происходит выравнивание всего зародыша и нервной пластинки в продольном направлении. Образование нервной системы (нейруляция) начинается с появления на дорсальной стороне зародыша медианной бороздки. Потом на некотором расстоянии от этой бороздки справа и слева образуются два нервных валика, которые спереди переходят один в другой, а сзади сходятся в области бластопора (рис. 103), — это приподнятые края нервной пластинки. Боковые нервные валики сближаются и сливаются друг с другом, образуя нервную трубку. Спереди, где нервные валики раздвинуты сильнее, их смыкание запаздывает, поэтому на переднем конце нервной трубки некоторое время сохраняется нейропор. Задние концы нервных валиков смыкаются над бластопором, вследствие чего возникает нервно-кишечный канал. Еще до этого вентральнее бластопора эктодерма образует проктодеальное впячивание, которое затем прорывается в задний отдел энтодермальной кишки (Tahara, Nakamura, 1961); прямой преемственности между бластопором и анусом у Амфибий нет.

По данным Петлаф (1946б, 1983), основная часть нервной трубки (в том числе и нейробласты) развивается у Амфи у Аппа из глубокого слоя нервной пластинки, а поверхностные клетки дают эпендиму и эпителиальный слой промежуточного и продолговатого мозга.

На заднем конце зародыша в области нервно-кишечного канала появляется небольшой бугорок — так называемая хвостовая почка, зачаток всего постанального отдела тела (рис. 103). Долгое время господствовало мнение, что в хвостовой почке Амфибий (и других Позвоночных) заключена масса недифференцированных клеток, из которой прямо, минуя стадию зародышевых листков, формируются зачатки хвостовых отделов нервной трубки, хорды, кишки и мезодермы; хвостовая почка рассматривалась как зона роста (Chuang, 1947). Однако методами маркировки, путем трансплантации и эксплантации кусочков эмбриональной ткани и нанесением небольших дефектов в задней части нейрулы было показано, что образование хвоста сопровождается простым вытягиванием зачатков хорды, нервной трубки и кишки, а материал хвостовой мезодермы включен в состав задней части нервной трубки и попадает внутрь только в процессе нейруляции (Bijtel, 1931, 1936; Nakamura, 1942; Chuang, 1947). У *Amblystoma mexicanum* нервная трубка переходит сзади в плотный тяж, который обгибает хорду и переходит на брюшную сторону (рис. 103, А). Из его вентральной части развиваются сомиты и мезенхима хвоста.

Представляет интерес разнообразие производных так называемого нервного гребня — клеточного материала, расположенного на боковых краях нервной пластинки на границе с кожной эктодермой. После смыкания нервных валиков эти клетки образуют так называемую ганглиозную пластинку, лежащую между нервной трубкой и наружной эктодермой. Сначала они образуют сегментарные скопления, а потом рассеиваются по всему телу зародыша, участвуя в развитии различных органов

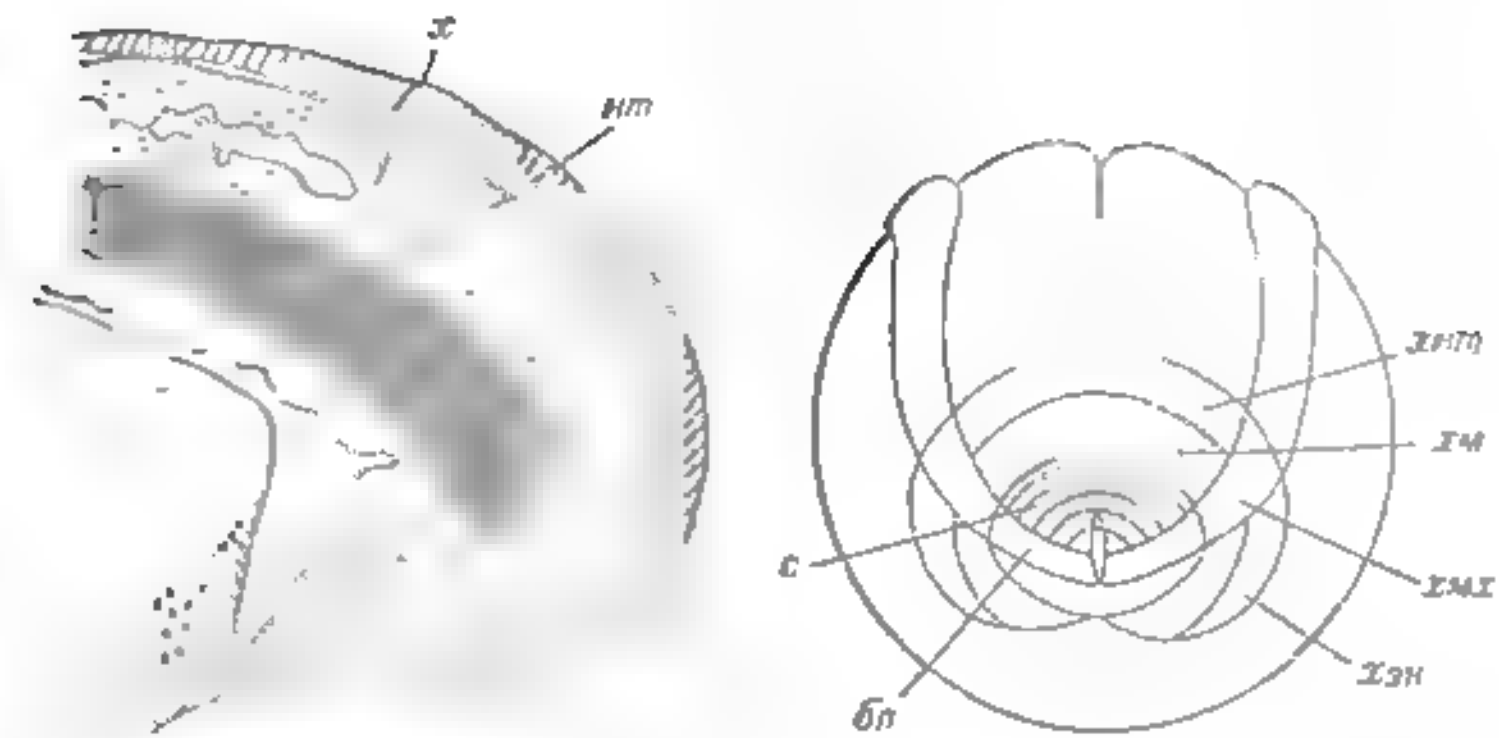


Рис. 103. Задний конец нейрулы Хвостатой амфибии.

А — нп сагиттальном разрезе (по: Bijtel, 1931), Б — расположение зачатков в хвостовом отделе (по: Chuang, 1947; из: Levitup, 1966). бл — боковая пластинка, м — мезодерма, нт — нервная трубка, пр — проктодеум, с — сомиты 12-17, х — хорда, хм — хвостовая мезодерма, хмх — хвостовая мезенхима, хнт — хвостовая нервная трубка, хэп — эпидермис хвоста, эн — энтодерма.

Так, из них развиваются спинномозговые ганглии, ганглии симпатической и парасимпатической нервной системы, клетки шванновской оболочки периферических нервов, мозговое вещество надпочечников, пигментные клетки кожи, мезенхима головы и ее производные (жаберные хрящи, некоторые кости черепа, одонтобласты). Таким образом, у Позвоночных мы снова встречаемся с эктомезодермой, которая у низших *Deuterostomia* отсутствует.

Процесс обособления зародышевых листков завершается у Амфибий только на стадии нейрулы. Из энтодермы развиваются кишечная трубка, печень, панкреатическая железа, жаберные мешки и легкие. Упомянутая выше хвостовая кишка редуцируется. Кроме того, подвергается резорбции и значительная часть энтодермальных клеток желточной подушки. Тем самым намечается разделение энтодермы на кишечную и желточную, которое в более резкой форме выражено у Аппа с мезобластическим дроблением и у Аппа (Васильева, 1946). Рот образуется на брюшной стороне тела недалеко от переднего конца.

Мезодерма с каждой стороны тела подразделяется на более массивную дорсальную, или параксиальную, часть (мнотом) и тонкую вентральную часть (спланхнотом, или боковая пластинка). Часть мезодермы на брюшной стороне тела сохраняет характер мезенхимы. Мнотомы расчленяются на сомиты, а спланхнотомы расщепляются на париетальный и висцеральный листки, между которыми появляется целомическая полость. Небольшие полости временно различаются и в сомитах, но последние вскоре распадаются на зачатки мускулатуры, подкожной соединительной ткани и скелета. Из узких перемычек, связывающих сомиты со спланхнотомом (сегментных ножек), развиваются почечные каналы. Самые передние каналы, образующие так называемую предпочку (pronephros), открываются в полость тела воронками, чем напоминают метанефридии Кольчатых червей. Но они им не гомологичны, так как у более примитивных Хордовых (Ланцетника и Асцидий) органы выделения такого типа отсутствуют. Предпочка функционирует только во время эмбрионального развития, у взрослых Аппа ей на смену приходит первичная почка (mesonephros), а у Аппа за счет третьей генерации почечных канальцев формируется вторичная почка (metanephros), в которой утрачивается и метанерное расположение канальцев, и их

сообщение с полостью тела. Из мезенхимы развиваются кровеносные сосуды, а в глоточной области — эндокард сердца.

Следует добавить, что у Миног, в развитии которых сохранилось больше примитивных черт, после образования нескольких первых сомитов от передней части архентерона (точнее, из прехордальной пластинки, которая все еще остается в составе архентерона) обособляются премандибулярный и мандибулярный сомиты. Независимое от остальной мезодермы развитие этих сомитов дает основание считать их гомологами прото- и мезоцелей Ланцетника, Полу хорловых и Пглокожих (Иванов, 1944; Светлов, 1957). Однако вопрос о морфологической природе прехордальной пластинки довольно сложен; мы вернемся к нему позднее.

Амплія с меробластическим развитием

В сравнительно-эмбриологическом ряду Амфибий можно наблюдать последовательные стадии обогащения яиц желтком и перехода от полного дробления к дискоидальному. Замыкают этот ряд Безногие амфибии (Apoda), например *Нурогорфис*, развитие которого описано Брауэром (Brauer, 1897, 1899). У *Нурогорфис* яйца откладываются на поздних стадиях дробления, когда на анимальном полюсе уже имеется бластодиск, состоящий из нескольких слоев клеток. В желтке тоже содержатся ядра, но клеточные границы, но-видимому, отсутствуют. Поверхностные клетки бластодиска образуют нечто вроде однослойного эпителия, кубического спереди и высокопризматического сзади. Более глубокие клетки образуют рыхлую беспорядочную массу, промежутки между ними соответствуют бластоцеллю. Эти две составные части бластодиска Брауэр называет анимальными и вегетативными клетками, но термины „эпибласт“ и „гипобласт“ представляются более удобными. Поскольку из гипобласта развивается впоследствии средняя кишка, он фактически представляет собой только энтодерму.

Гастртуляция начинается с того, что у заднего края бластодиска появляется щель, через которую происходит подворачивание эпибласта. Получившийся таким образом внутренний эпителиальный слой продвигается между оставшейся на поверхности частью эпибласта и клетками энтодермы (рис. 104, А). Последние приобретают более упорядоченное расположение. В результате возникает полость первичной кишки, ограниченная сверху подвернувшимся эпибластом, а спереди, с боков и снизу — клетками энтодермы.

Из подвернувшейся части эпибласта выделяются медианная пластинка — зачаток хорды, сохраняющий сначала характер однослойного эпителия, и две боковые мезодермальные пластинки, в которых клетки утрачивают правильное расположение. Энтодерма постепенно распространяется под эти зачатки и подстилает их (рис. 104, Б).

Одновременно происходит обрастание желтка бластодиском. Быстрее всего движется в вегетативном направлении передний край бластодиска, медленнее всего — задний край. Это объясняется тем, что задний край бластодиска, который соответствует дорсальной губе бластопора других Амфибий, вместо того чтобы двигаться по поверхности желтка к вегетативному полюсу, уходит внутрь. Постепенно поперечная щель бластопора становится дугообразной и замыкается в кольцо, из которого выглядывает желточная пробка. В области вентральной и боковых губ бластопора тоже происходит подворачивание эпибласта, приводящее к образованию мезодермы, но более слабое, чем в области дорсальной губы.

Оставшаяся на поверхности часть эпибласта представляет эктодерму. Над зачатком хорды образуются нервные валики, которые замыкаются в трубку. При этом возникает временный нервно-кишечный канал. Анальное отверстие образуется в месте бластопора. На поздних стадиях развития зародыш *Нурогорфис* приобретает

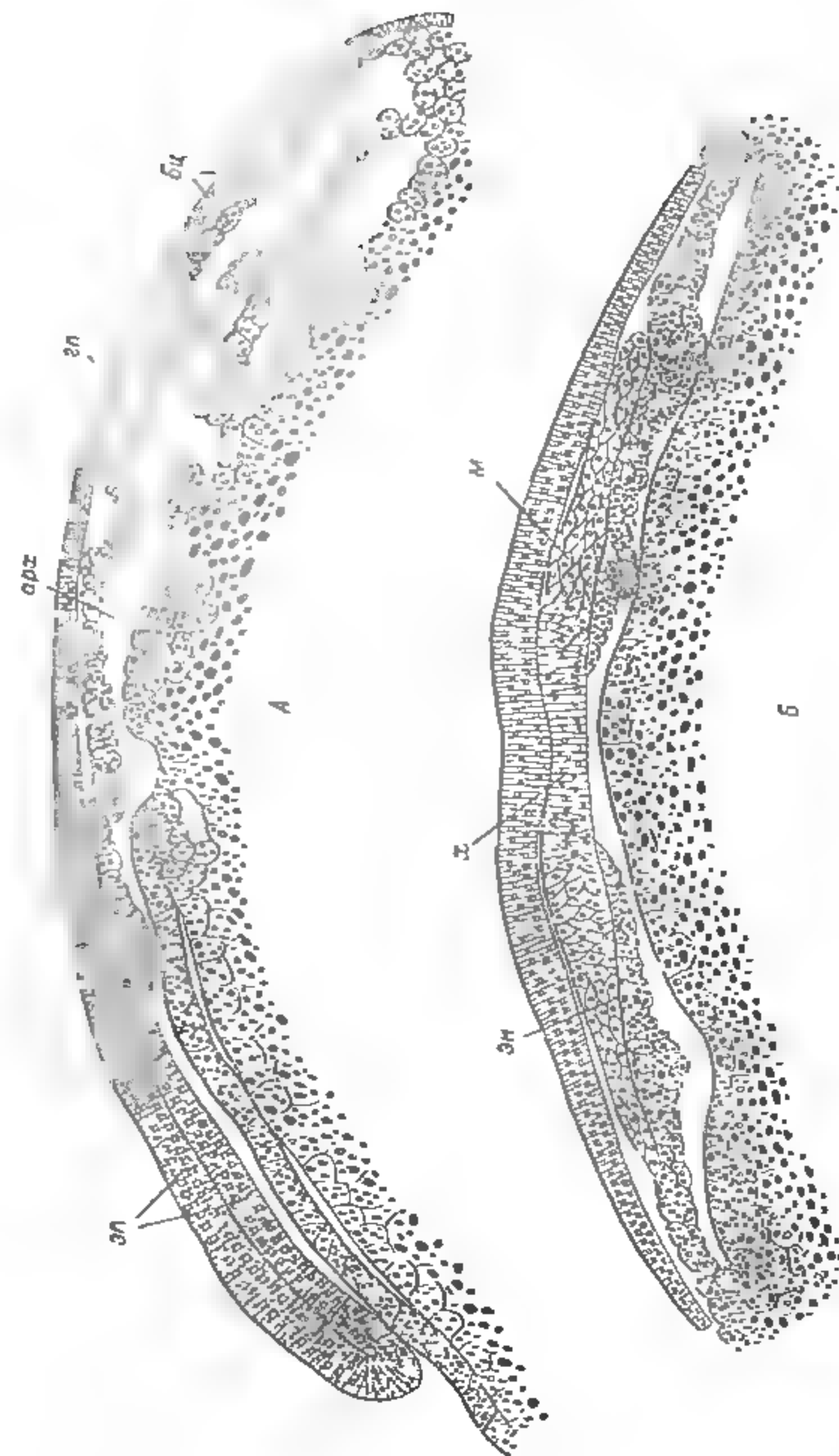


Рис. 104. Гастртуляция у Безногой амфибии *Нурогорфис* (по: Brauer, 1897).

А и Б — продольный и поперечный разрезы. арх — архентерон, бл — бластоцель, эн — энтодерма, м — мезодерма, х — хорда, эм — эктодерма, эп — эпибласт.

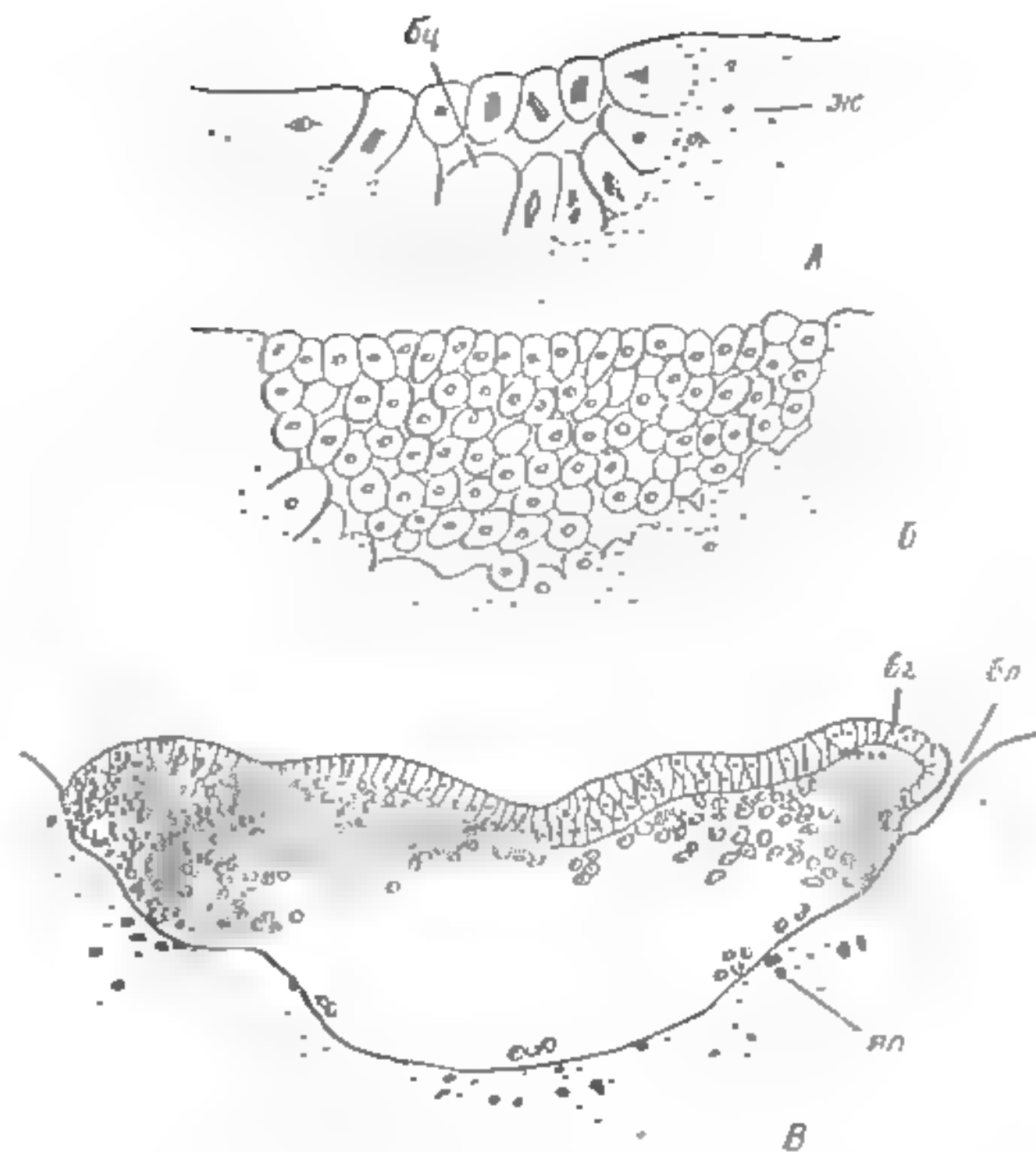


Рис. 105. Проблениа и гастрюляция у Селяхий (по: Rückert, 1899).

А — раннее пробление, Б — сформированная бластодиска, В — гастрюляция. бл — бластопор, бл₂ — верхняя губа бластопора, бл₁ — нижняя губа бластопора, ж — желток, яп — ядра перибласта.

вытянутую червеобразную форму, по в средней части тела долгое время остается вздутие — желточный мешок.

Раннее развитие Селяхий (*Torpedo, Pristiurus*, — Rückert, 1899) в общих чертах напоминает таковое Безногих амфибий, но заслуживает упоминания из-за того, что у них лучше изучены самые начальные стадии формирования бластодиска. Первые четыре борозды дробления разделяют анимальный цитоплазматический диск в антиклинальном направлении, а 5-е деление проходит в центральных клетках периклинально, т. е. параллельно поверхности яйца, так что образуются два слоя клеток с щелевидным бластоцелом между ними; клетки, занимающие в бластодиске краевое положение, делятся приблизительно меридионально (рис. 105, А). Эта стадия сопоставима с целобластулой Амфибий с полным дроблением и отличается лишь тем, что в вегетативной части зародыша клеточные границы отсутствуют, а периклинальное деление клеток бластодиска можно сравнить с экваториальным делением у голобластических Амфибий. Если продолжить это сравнение, можно предположить, что слой поверхностных, полностью обособленных от желтка клеток приблизительно соответствует эктодерме, а глубокие клетки, не отграниченные от желтка, — энтодерме. В процессе последующего дробления количество свободных клеток увеличивается в результате их деления и отделения новых клеток от дна бластоцеля.

В конце дробления бластодиск состоит из большого количества мелких клеток (рис. 105, Б). На его поверхности клетки приобретают довольно правильное эпи-

тепальное расположение (это эпибласт), а в бластоцеле сохраняется рыхлая масса округлых клеток (гипобласт). На обращенной к бластоцелю поверхности желтка остается лишь небольшое количество связанных с ним клеток — перибласт (или парабласт). Некоторое количество ядер остается в толще желтка; эти ядра, а также ядра избыточных сперматозоидов (у Селяхий наблюдается полиспермия) получили название мероцитов. Перибласт и мероциты имеют отношение к переработке желтка.

Происходящее затем более резкое обособление эпи- и гипобласта у Селяхий обычно трактуется как процесс деламинации, но Габаева и Карпычева (1987) высказали предположение, что значительная часть гипобласта происходит от вегетативных клеток ранней бластулы (это тем более вероятно, что количество клеток, сохраняющих связь с желтком, невелико). Если так, то заполняющие бластоцель округлые клетки гипобласта можно трактовать как разрыхлившуюся часть желточной подушки.

Затем происходит подворачивание заднего края эпибласта, который вырастает внутрь довольно узким языком (рис. 105, В). Клетки гипобласта присоединяются к краям этого языка и вместе с ним образуют стенки гастральной полости. Из гипобласта потом образуется энтодерма, поверхностный эпибласт дает эктодерму, а подвернувшийся эпибласт в его медиальной части является зачатком хорды, а в латеральных частях — мезодермы. Кроме того, к мезодерме присоединяются клетки, вырастающие между экто- и энтодермой от переднего и боковых краев бластодиска.

Над подвернувшимся язычком эпибласта образуется выпуклый валик — это собственно зародыш, задний конец которого возвышается над поверхностью желтка. После образования нервных валиков он выглядит раздвоенным.

Обрастание желтка происходит эксцентрически — с разной скоростью по разным меридианам; образующаяся в конце этого процесса желточная пробка примыкает к заднему концу зародыша, который не доходит до вегетативного пояса. Позднее между зародышем и желточным мешком образуется перетяжка и длинный пупочный канатик.

Изучение гастрюляции *Scylliorhynchus* методом маркировки (Vandebroek, 1936) показало, что сначала клетки эпибласта перемещаются от центра к периферии, но по пути отклоняются к заднему краю, где потом происходит подворачивание.

Характеризуя гастрюляцию Селяхий и Безногих амфибий, можно сказать, что в ней четко разграничены элементы инвагинации (подворачивание краев эпибласта) и эпиболии (обрастание желтка бластодиском). Кроме того, у них резче, чем у Апатии с голобластическим дроблением, выражено разделение энтодермы на кишечную и желточную. Последняя представлена мероцитами и той частью энтодермы, которая образует стенки желточного мешка. Все эти элементы служат для переработки и усвоения желтка.

Зародыши Костистых рыб (*Teleostei*) накануне гастрюляции обладают уже довольно сложной структурой. В это время у *Fundulus* (по: Lentz, Trinkaus, 1967; Тринкаус, 1971) бластодиск покрывает приблизительно 1/3 поверхности желтка (см. рис. 39). В нем различается перидерма — непрерывный слой уплощенных поверхностных клеток, и рыхлая масса более глубоких клеток. Под бластодиском находится синцитиальный слой перибласта, более тонкий в центральной (базальной) части и утолщенный в краевой части. Последняя без резкой границы переходит в периплазму. Краевая часть перибласта выступает из-под бластодиска; к ней прикрепляются краевые клетки перидермы с помощью специализированных контактов (Beitchaku, Trinkaus, 1978).

Так как основная функция перибласта состоит в ферментативной переработке желтка, он представляет собой желточную энтодерму, а его обособление, начинающееся еще во время дробления, можно рассматривать как 1-ю фазу гастрюляции. Ядра перибласта сначала мало отличаются от ядер обособленных бластомеров и размножаются путем нормальных митозов, но позднее появляются митозы с многополюсными

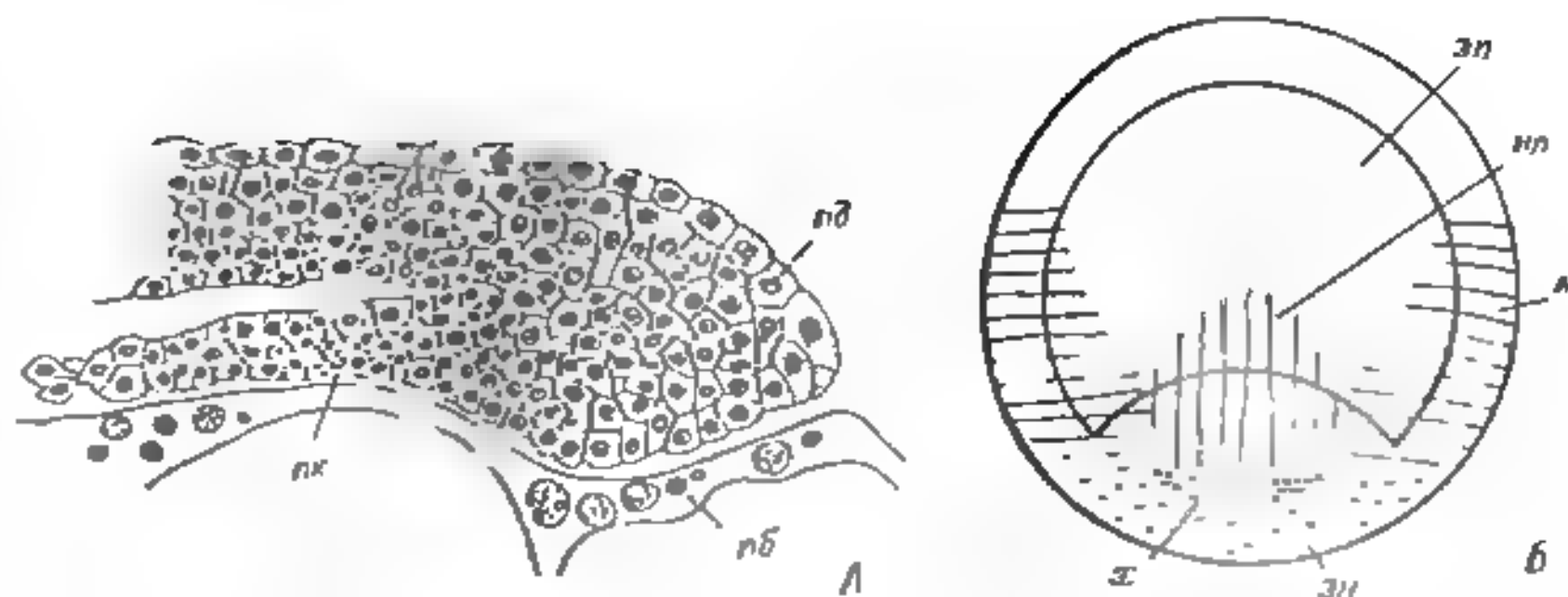


Рис. 106. Гастрюляция у Костистой рыбы *Fundulus* (по: Balinsky, 1965).

А — подворачивание заднего края зародышевого диска, Б — расположение зачатков в бластодиске. м — мезодерма, нп — нервная пластинка, пб — перибласт, пд — подворачивающийся край эпибласта, х — хорда, эк — энтодерма, эп — эпидермис.

веретенами и возникают гигантские полиморфные и полиплоидные ядра (Bachor, Price, 1971). После вылупления малька перибласт входит в состав стенки желточного мешка и продолжает выполнять трофическую функцию (Walzer, Scholtenberger, 1979).

Гастрюляция Костистых рыб распадается на два независимо протекающих процесса: эпиболическое обрастание желтка бластодиском и собственно образование зародышевых листков. Бластодиск растет, а его края, соответствующие краям бластопора, постепенно сдвигаются в вегетативном направлении. Перед полным замыканием бластопора на вегетативном полюсе различается желточная пробка. В последнее время усилия исследователей были направлены на изучение механизма эпиболии (см.: Long, 1980, 1984; Betchak, Trinkaus, 1982, 1986; Trinkaus, 1984). Результаты этих исследований привели к выводу, что в этом процессе важную роль играет перибласт, и в частности его краевая часть, которая активно движется в вегетативном направлении и тянет за собой перидерму. По мере своего продвижения края перибласта как бы поглощают периплазму, наружная мембрана которой включается в него в виде эндцитозных пузырьков.

В зависимости от объема желтка его обрастание завершается раньше или позже. При большом количестве желтка (например, у Лосося) зародыш успеет далеко продвинуться в своем развитии до полного замыкания бластопора, а у *Nothobranchius guentheri*, яйца которого имеют без оболочки 0.79–0.83 мм в диаметре, обособление зародышевых листков и формирование тела начинаются только после завершения эпиболии (Авин, Соин, 1974).

Образование зародышевых листков у Костистых рыб долгое время (на основании описательно-морфологических исследований) трактовалось как результат подворачивания заднего края бластодиска, о чем свидетельствуют многочисленные рисунки, относящиеся к *Muraena*, *Salmo*, *Percu* (см.: Иванов, 1937), *Fundulus* (рис. 106, А). Недавно образование зародышевых листков путем подворачивания было снова описано у Радужной форели (Вернье, 1976). Согласно этим описаниям, у заднего края бластодиска сначала образуется небольшое утолщение — краевой узелок, который по мере обрастания желтка удлиняется, как бы достраиваясь с заднего конца, и превращается в краевой язычок, т. е. собственно зародыш. По остальной окружности бластодиска тоже происходит подворачивание, хотя и менее сильное. Поэтому края бластодиска утолщаются и образуют так называемое зародышевое кольцо, или краевой валик. Из медианной части подворачившегося многослойного эпибласта выделяется зачаток хорды, а его боковые части дают мезодерму. От переднего края этого пласта отделяются клетки, соответствующие прехордальной пластинке, а от его нижней

поверхности — клетки кишечной энтодермы. Желточная энтодерма представлена у Костистых рыб перибластом, который участвует в обрастании желтка. Понимаемая таким образом гастрюляция Костистых рыб отличается от таковой Селяхий тем, что бластодиск не расщепляется на эпи- и гипобласт, а энтодерма образуется из подворачившейся его части.

Такая трактовка гастрюляции Костистых рыб была подтверждена Пастельсом и Оппенгеймером (Pasteels, 1936; Oppenheimer, 1947), которые изучали морфогенетические перемещения клеток путем нанесения прижизненными красителями меток на бластодиск *Salmo iridaeus* и *Fundulus* и получили карты расположения в нем зачатков (рис. 106, Б). Как можно видеть, переднюю часть бластодиска занимает область кожной эктодермы, а у его заднего края располагается материал кишечной энтодермы; непосредственно впереди от энтодермы находится зачаток хорды, а ближе к центру бластодиска — нервная пластинка. Мезодерма располагается, по Оппенгеймеру, в боковых частях бластодиска, а по Пастельсу — также у его переднего края. Эти карты мало отличаются от карт, составленных для Селихий и Амфибий. В начале гастрюляции происходит передвижение клеток от центра бластодиска к его краям, появившийся в результате подворачивания внутрь материал энтодермы и хорды продвигается вперед, но одновременно происходит и конвергенция (стягивание клеток к медианной линии). Мезодерма уходит внутрь через боковые края бластодиска и тоже придвигается к медианной линии, где образует более толстый слой, распадающийся впоследствии на сомиты. Нервная пластинка вытягивается, и ее задний конец подходит вплотную к краю бластодиска (бластопору). Подводя итоги морфологических и экспериментальных исследований Костистых рыб, Оппенгеймер (Oppenheimer, 1947) подчеркивает принципиальное сходство в плане расположения зачатков, в характере морфогенетических перемещений клеток и в поведении частей бластодермы после изоляции или трансплантации с таковыми у Амфибий.

Однако все эти выводы были опровергнуты Баллардом (Ballard, 1973a, 1973b, 1982), который использовал в качестве маркера не прижизненные красители, дающие по его мнению недостаточно достоверные результаты, так как они могут диффундировать с поверхности в более глубокие клеточные слои, а крупинки окрашенного мела. Баллард решительно отрицает существование процесса подворачивания краев бластодиска. По его наблюдениям, материал будущих зачатков органов с самого начала располагается в толще бластодиска на трех разных уровнях (рис. 107): непосредственно под перидермой лежат зачатки эпидермиса и нервной системы, глубже находится слой мезодермы, а еще глубже (на перибласте) — слой хорды и энтодермы. Эти три уровня по топографии и входящим в их состав зачаткам соответствуют в сущности трем зародышевым листкам, которые сначала не разграничены. Чтобы попасть на свое окончательное место, клетки зачатков, лежащие на разных уровнях, должны совершить дополнительные миграции в пределах своего листка преимущественно назад и к медианной линии.

По мнению Балларда, процессы обособления зачатков у Костистых рыб настолько своеобразны, что не укладываются в общую схему эволюции гастрюляции у Позвоночных, и применение к ним таких понятий, как бластула, гастрюла, бластопор, невозможно. Однако эти суждения Балларда представляются слишком категоричными, так как и в его собственном описании развития Рыб различаются процессы эпиболии и запоздалой деляминации.

Итак, перед нами две совершенно различные трактовки гастрюляции у Костистых рыб, причем ни одна из них не является умозрительной — обе они базируются на экспериментальных данных. Которая из них правильнее отражает реальные процессы развития? Оппенгеймер (Oppenheimer, 1979) полностью приняла концепцию Балларда и признала, что у Костистых рыб нет образования гомологичного дорсальной губе бластопора, и что развитие осевых органов происходит, минуя стадию обособления

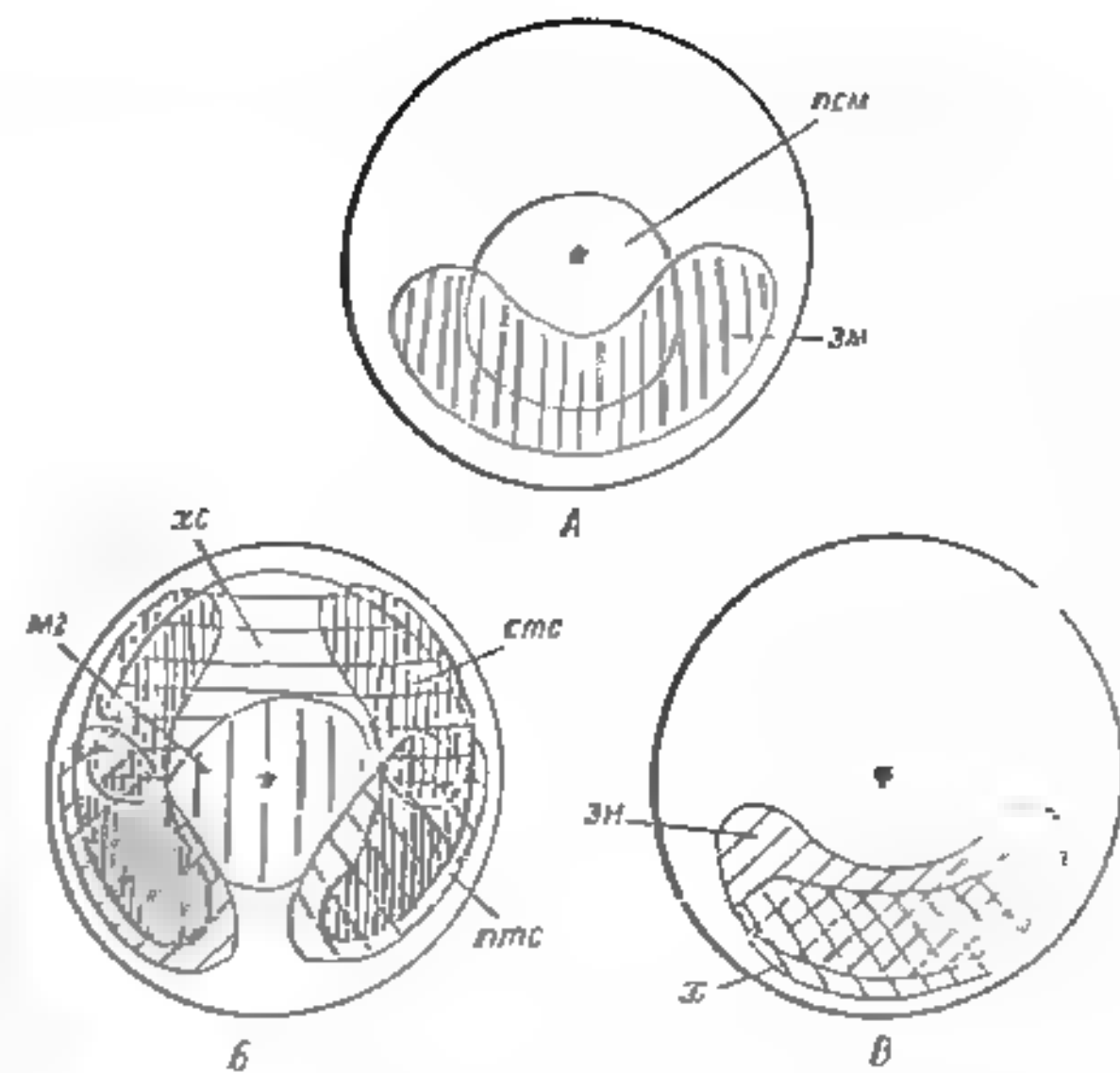


Рис. 107. Расположение зачатков на разных уровнях в бластодерме *Catostomus* (по: Ballard, 1982). А — поверхностный слой, Б — средний слой, В — глубокий слой. зп — область заднего мозга, мг — мезодерма головы, лсм — область переднего и среднего мозга, пмс — передние туловищные сомиты, стс — средние туловищные сомиты, х — материал хорды, хс — хвостовые сомиты, эн — энтодерма.

зародышевых листков. Но Пастелс (Pasteels, 1980) не сдал свои позиции; признавая недостаточную надежность использования для маркировки прижизненных красителей, он полагает, что возникшие разногласия должны разрешить эксперименты с имплантацией в бластодиск кусочков эмбриональной ткани, меченой тритием. Следует заметить, что „гипотеза подворачивания“ лучше согласуется с морфологическими картинами и с тем, что наблюдается у других *Ampibia* с дискондальным дроблением, а концепция Балларда оставляет много неясных вопросов. Поскольку главное преимущество деламинационного способа обособления зачатков состоит в том, что зачатки образуются сразу на своем окончательном месте и отпадает необходимость в миграции клеток, трудно понять, почему материал передних сомитов лежит до начала гаструляции сзади, а хвостовая мезодерма спереди, и каким образом каждая клетка находит свой путь в такой клеточной „толпе“, если даже три описываемых Баллардом уровня не являются обособленными пластинами.

Резкие различия в типе развития Осетровых и Костистых рыб кажутся Балларду необъяснимым парадоксом. Однако если даже он правильно описывает развитие *Teleostei*, в этих различиях нет ничего парадоксального, так как приспособление процессов гаструляции к повилецитальности происходит у разных Рыб независимо, разными путями и разными темпами. Лонг (Long, 1984) высказал предположение, что своеобразие гаструляции у *Teleostei* обусловлено наличием у них перидермы и перибласта, из-за которых не может образоваться бластопор (по-видимому, он имеет вид инвагинации). Наличие перидермы действительно могло повлиять на характер морфогенетических движений, но, как мы увидим дальше, такое же разобщение процессов эпиболли и образования зародышевых листков наблюдается также у *Ampibia*, не имеющих перидермы.

Начальные стадии органогенеза протекают у Костистых рыб тоже своеобразно, так как все органы развиваются из плотных зачатков: кишечная энтодерма имеет вид

пластинки, лежащей на поверхности перибласта, мезодермальные массы не содержат целомических полостей, и даже зачаток нервной трубки сначала не имеет просвета.

К концу эпиболли (т. е. замыкания бластопора) зародыш располагается на желточном мешке по одному из меридианов. У Форели в это время уже различаются зачатки головного мозга и глазные пузыри, из мезодермы сформировано около 30 пар осципов. При относительно небольшом количестве желтка (например, у Окуня) обростание последнего происходит быстрее и к концу эпиболли зародыш находится на гораздо более ранней стадии развития. На заднем конце зародыша образуется хвостовая почка, хотя червяк и кишечный канал отсутствуют. Анальное отверстие прорывается не на месте закрывающегося бластопора, а ближе к заднему концу (у Форели приблизительно на уровне 42–45 сегмента, — Иванов, 1937).

Завершая рассмотрение эпигаструляции и дифференциации зародышевых листков на основных зачатках у *Ampibia*, следует еще раз отметить, что в некоторых группах (у Осетровых, Костистых ганоидов, Костистых и части Двоякодышащих рыб, а также у Бесхвостых амфибий) наблюдается более или менее ясно выраженное разделение бластодермы в ее эктодермальной и хордомезодермальной части на два слоя, играющих разную роль в процессе развития (это даже дало основание некоторым старым авторам считать, что у этих животных имеются не три зародышевых листка, а четыре, — см.: Деллаф, 1982). Поверхностный слой клеток имеет характер эпителия и рано начинает играть роль пограничной ткани; у Амфибий он, по-видимому, играет активную роль в таких процессах, как эпиболли и инвагинация, но при этом испытывает значительные отклонения морфогенетических потенциалов. В то же время более глубокий рыхлый слой клеток сохраняет эмбриональный характер и морфогенетические потенциалы, превышающие его перспективное значение (Деллаф, 1982). С другой стороны, у Круглоротых, Селихий и Хвостатых амфибий (последнее, однако, нуждается в подтверждении) такой дифференциации в бластодерме не наблюдается.

Специализация поверхностных клеток бластодермы оказывает влияние и на характер развития других зачатков. Анализируя фактические материалы, касающиеся этого вопроса, Деллаф (1982) пришел к выводу, что между отсутствием или наличием и степенью выраженности специализированного поверхностного слоя клеток, с одной стороны, и особенностями начальных процессов органогенеза — с другой, существует определенная корреляция. По этим признакам она разделила *Ampibia* на три группы. К 1-й группе относятся Миноги, Селяхии, *Neoceratodus* из Двоякодышащих и Хвостатые амфибии. У них бластодерма не разделена на два слоя, гаструляция завершается образованием архентерона с хорошо выраженной полостью, крышу архентерона образует материал хорды и сомитов, а гипохордальная пластинка отсутствует. У всех них, кроме Миноги, нервная пластинка сворачивается и образует нервную трубку с просветом.

Ко 2-й группе относятся Осетровые, *Protopterus* и *Lepidosiren* из Двоякодышащих рыб и Бесхвостые амфибии. У этих животных бластодерма двуслойная: поверхностный слой вместе с более глубоким участвует в процессах гаструляции и нейруляции и образует гипохордальную пластинку, отграничивающую гастральную полость от зачатков хорды и сомитов, а также внутреннюю выстилку нервной трубки.

3-ю группу составляют Костистые рыбы, у которых поверхностный слой клеток бластодермы достиг наиболее высокой специализации и превратился в перидерму. Последняя участвует в процессе эпиболли, но не в морфогенетических движениях, приводящих к обособлению зародышевых листков и зачатков. Поэтому зачатки кишечника, нервной трубки и сомитов имеют характер плотных клеточных масс, лишенных полостей. Костные ганоиды занимают, по мнению Деллафа, место между 2-й и 3-й группами, так как у них образуется гастральная полость, но зачаток нервной трубки не имеет просвета.

Обращает на себя внимание и нуждается в объяснении то обстоятельство, что

некоторые близкородственные группы (Хвостатые и Бесхвостые амфибии, Осетровые и Костистые рыбы, разные роды среди Двоякодышащих) оказались в разных группах. Детлаф (1982, 1983) пытается решить этот вопрос, исходя из экспериментальных данных. У *Ambystoma* два слоя бластодермы удается изолировать друг от друга и отдельно использовать в опытах с эксплантатами и трансплантацией. Оказалось, что при культивировании клеток глубокого слоя бластодермы в солевом растворе те из них, которые непосредственно омываются культуральной жидкостью, начинают эпителизоваться (предположительно под влиянием ионов Ca^{++}) и приобретают некоторое сходство с поверхностными клетками. Эти наблюдения легли в основу гипотезы, что наличие или отсутствие специализированного поверхностного слоя в бластодерме (одна из функций которого, по-видимому, защитная) зависит от свойств яйцевых оболочек и той среды, которая возникает под ними. У одних *Ambystoma* эволюция пошла по линии усовершенствования яйцевых оболочек, а у других — в сторону выработки защитного слоя клеток. Однако эту гипотезу можно будет проверить только после того, как будет доказано, что свойства яйцевых оболочек (например, у *Urodela* и *Ambystoma*) действительно существенно различаются.

Как бы то ни было, расслоение значительной части бластодермы на два листка представляет собой с эволюционной точки зрения явление вторичное. По-видимому, мы здесь имеем дело с эволюционной тенденцией, которая в разных группах Амниот реализовалась независимо и в разной степени. К слову сказать, у *Ambystoma* такого расслоения бластодермы нет, что, по мнению Детлафа, объясняется наличием у них особых эмбриональных оболочек. В то же время это показывает, что бластодерма была еще оплуродной у тех Амниот, от которых произошли Амниоты.

Sauropsida

Sauropsida (Рептилии и Птицы) вместе с Mammalia составляют группу Амниот, для которой характерно развитие эмбриональных оболочек (амниона и серозы) и некоторых других провизорных органов, возникших как адаптация к наземному образу жизни и обеспечивающих защиту зародыша от неблагоприятных внешних воздействий, питание, газообмен и изоляцию вредных продуктов азотистого обмена. Обособление зародыша от этих экстраэмбриональных (внезародышевых) частей начинается довольно рано (у Птиц — в конце первых суток инкубации появляется пережим, отделяющий зародыш от желточного мешка, а из эктодермы и мезодермы образуются амниотические складки, которые покрывают весь зародыш). У многих Sauropsida наблюдается яйцевиворождение — крупные, богатые желтком яйца задерживаются в половых путях самки и прорывают там часть эмбрионального развития, а среди Рептилий имеются и по-настоящему живородящие виды.

Дискондальное дробление завершается у Sauropsida формированием многослойного бластодиска, под которым из-за разжижения желтка возникает подзародышевая полость. Дно подзародышевой полости образует синцитиальный перибласт, от которого еще некоторое время продолжают отделяться клетки, присоединяющиеся к бластодиску; потом этот процесс прекращается. Периферическая часть перибласта утолщена и образует так называемый зародышевый валик; в самом желтке остаются отдельные ядра — мероститы. Центральная часть бластодиска (над подзародышевой полостью) получила название *area pellucida*, а его края, лежащие на желтке, обозначаются как *area opaca*. Затем обычно происходит деламинация бластодиска на эпителизованный эпибласт и отличающийся беспорядочным расположением клеток гипобласт. Некоторое время продолжается пополнение гипобласта клетками, выселяющимися из эпибласта и перибласта, затем гипобласт тоже эпителизуется. Так как гипобласт представляет собой энтодерму, образование названных двух слоев трактуется как 1-я фаза гаструляции.

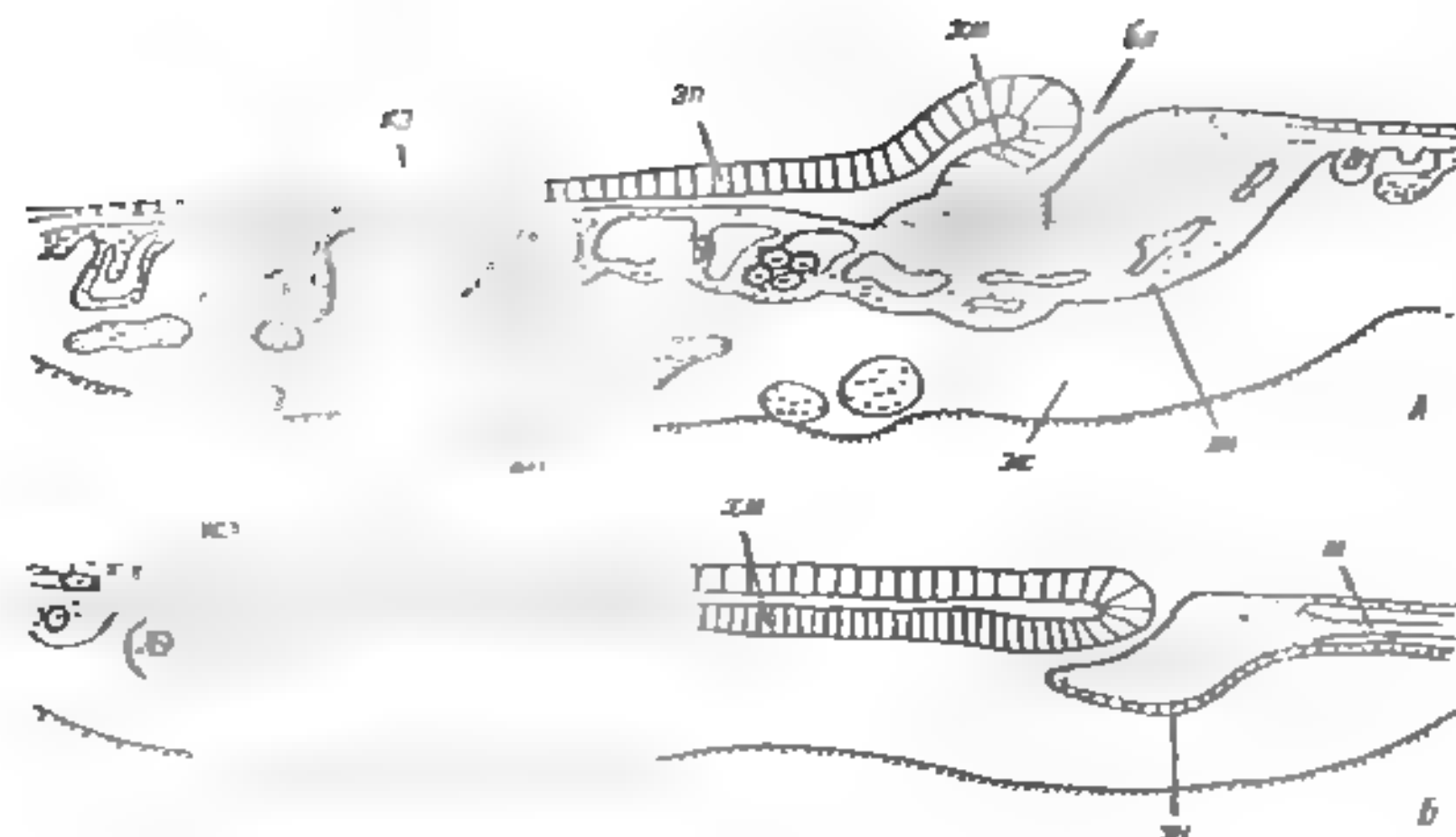


Рис. 108. Гаструляция у Гадюки (*Vipera aspis*, — по: Hubert, 1985).

АлБ — две стадии развития: Ал — бластопор, з — зооциты, эп — эпибласт, ж — желток, жз — желточная энтодерма, кз — клетки, мигрирующие из эпибласта, м — экстраэмбриональная мезодерма, хм — хордомезодерма, эн — энтодерма, эл — эпибласт.

Из описания и микрофотографий Хуберта (Hubert, 1962) можно заключить, что у Ящерицы *Lacerta vivipara* клетки, отделившиеся от дна бластоцеля, хорошо отличаются от тех, которые отделились от желтка в самом начале дробления (они более крупные, округлые и содержат больше желточных включений). Эти два типа клеток не смешиваются и дают впоследствии эпи- и гипобласт. Поэтому возникают сомнения в том, насколько оправдано в данном случае употребление термина деламинация.

У большинства Рептилий в середине *area pellucida* образуется утолщение эпибласта — зародышевый щиток, в задней части которого возникает бластопоральная ямка, ведущая в короткий, направленный вперед канал. Верхняя стенка этого канала представляет собой материал хорды, а его дно и боковые стенки — мезодерму. Таким образом, хордо-мезодермальный канал Рептилий соответствует дорсальной части архентерона Позвоночных с голобластическим типом развития. Дно хордо-мезодермального канала тесно прижимается к энтодерме (гипобласту); в этом месте оба листка разрываются, канавка как бы разворачивается, его полость соединяется с подзародышевой полостью, а его стенки соединяются с краями энтодермы (рис. 108). После этого точно определить, где проходит граница между стенками канала и гипобластом, трудно. Поэтому некоторые авторы (Pasteels, 1957; Hubert, 1962) допускают, что в стенке гастрального канала тоже содержится материал энтодермы. Имеются сведения, что у Змей (*Vipera aspis*, — Hubert, 1985) часть клеток, мигрирующих через бластопор из эпибласта, присоединяется к энтодерме. Это наблюдение заслуживает упоминания потому, что присутствие энтодермальных элементов в эпибласте Птиц считается доказанным (см. ниже).

Позднее зачатки хорды, мезодермы и энтодермы обособляются друг от друга, что расценивается как 2-я фаза гаструляции.

Несколько иначе протекает гаструляция у Черепашек. У них, по данным Пастельса (Pasteels, 1957, 1970), деламинация не происходит, вместо этого в области *area pellucida* бластодиск приобретает строение однослойного эпителия с утолщением (зародышевым щитком) посередине. В задней части зародышевого щитка появляется бластопоральная бороздка, вытянутая в поперечном направлении. Через эту бороздку проис-

ходит миграция внутрь клеток, которые распространяются под бластодиском и образуют гипобласт (т. е. энтодерму и экстраэмбриональную мезодерму). Оставшаяся на поверхности часть бластодиска становится эпибластом. Сама бластопоральная бороздка преобразуется в хордо-мезодермальный канал. Дальнейшее развитие протекает, как у остальных Рептилий.

Еще до конца гаструляции в передней части зародышевого щитка Рептилий начинаются процессы органогенеза: обособляется хорда, формируются первые сомиты и нервные валики. После смыкания нервных валиков образуются перво-кишечный канал и хвостовая почка, которая состоит из клеток, окружающих бластопоральный канал в конце гаструляции.

Существенное новоприобретенное отличие гаструляции Рептилий по сравнению с Ампелиа состоит в том, что бластопор разделяется у них на две части: край бластодиска, эпителически обрастающий желток, по-прежнему сохраняет значение бластопора, но от него как бы отрывается и остается лежать ближе к центру та его часть, через которую инвагинирует материал хорды и мезодермы. Интересно, что нечто подобное уже намечается у Амфибий: у них тоже бластопор разделяется на две части, причем вентральная часть, в которой преобладают эпителические процессы, замыкается и большой роли в развитии не играет, а дорсальная часть, где происходит активное перемещение клеток будущей хорды и осевой мезодермы внутрь, дает нервно-кишечный канал и хвостовую почку.

Процессы гаструляции у Птиц приобрели новые своеобразные черты. Откладка яиц происходит обычно, когда зародыш находится на стадиях дробления или 1-й фазы гаструляции; для продолжения развития требуется насиживание или инкубация в искусственных условиях. Как у Рептилий, в конце дробления образуется бластодиск, отделенный от желтка подзародышевой полостью; часть ядер остается в желтке и образует санициальный перибласт. На границе *a. pellucida* и *a. opaca* перибласт образует кольцевое утолщение — зародышевый валик. Происходит разделение эпи- и гипобласта. Эпибласт эпителизируется, а гипобласт сначала представляет собой беспорядочную массу из более крупных клеток с желточными включениями, потом эти клетки тоже принимают эпителиальное расположение. В гипобласте рано появляются первичные половые клетки.

Относительно происхождения гипобласта высказывались разные суждения, большая часть которых подробно разобрана Кнорре (1941) и представляет теперь лишь исторический интерес. Так, например, по наблюдениям Паттерсона (Patterson, 1909), гипобласт образуется у Голубя путем подворачивания заднего края бластодиска. Эти представления получили широкое распространение, так как они хорошо документированы рисунками и микрофотографиями и согласуются с фактами, относящимися к гаструляции низших Позвоночных. Однако в настоящее время является общепризнанным, что эпи- и гипобласт обособляются друг от друга путем деламинации.

2-я фаза гаструляции начинается у Птиц с того, что в эпибласте задней части *a. pellucida* появляется сгущение клеток, которое вскоре приобретает форму вытянутой в переднезаднем направлении полоски (рис. 109, А). Эта первичная полоска постепенно удлиняется и в конце концов распространяется на 2/3 *a. pellucida*. Одновременно изменяются и очертания самой *a. pellucida*, которая расширяется и образует более узкий выступ в задней части. На переднем конце первичной полоски появляется утолщение — гензеновский узелок. Вдоль первичной полоски проходит неглубокая бороздка, из которой происходит миграция клеток внутрь (рис. 110, А). Эти клетки, распространяющиеся между эпи- и гипобластом, по данным морфологических исследований, считались мезодермой (о том, какие коррективы были внесены экспериментальными исследованиями, будет сказано дальше). В области гензеновского узелка бороздка переходит в более глубокую ямку.

Затем начинается укорочение первичной полоски, гензеновский узелок

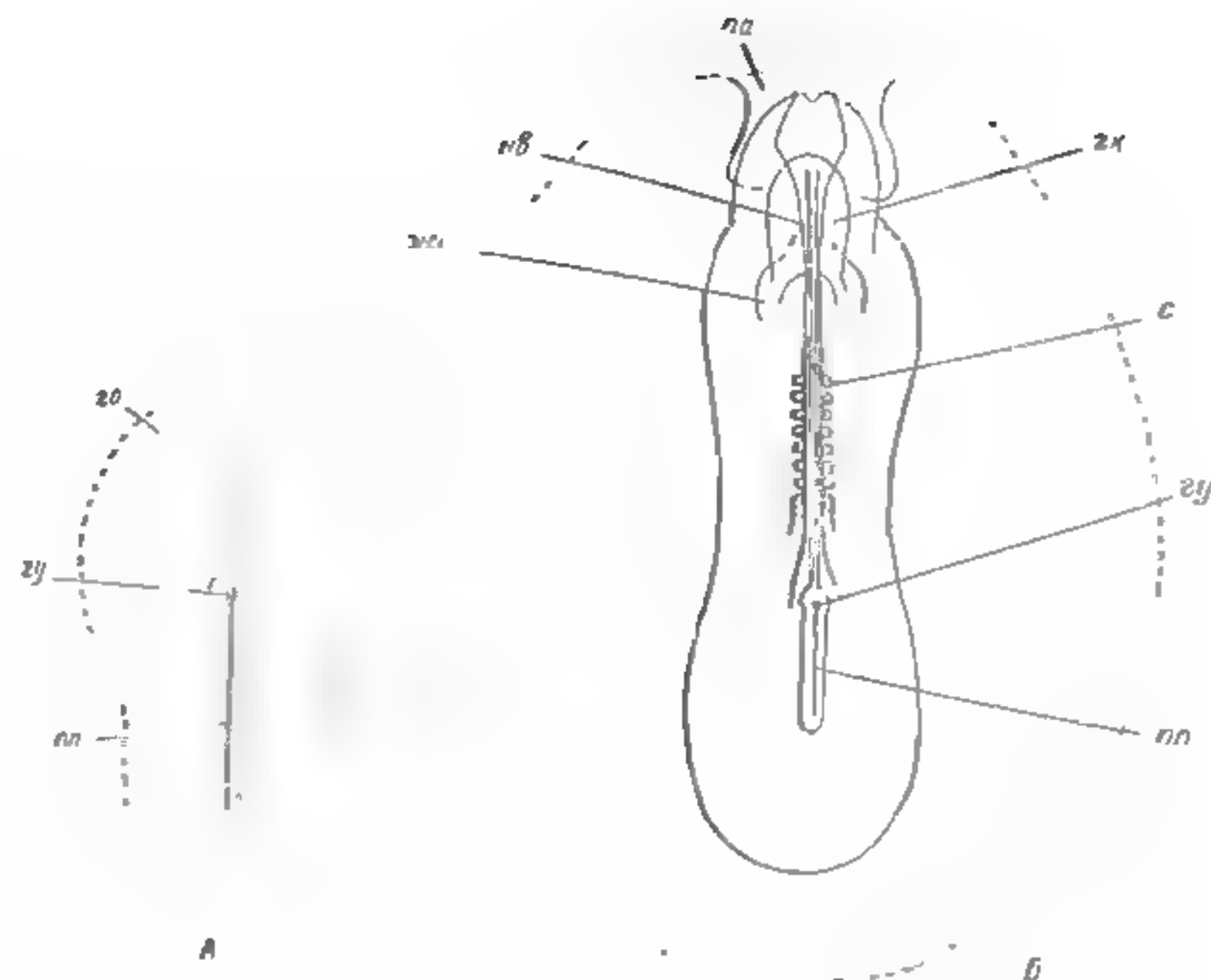


Рис. 109. Две стадии развития Курицы (схема).

А — первичная полоска в начале ее укорочения, Б — более поздний зародыш, го — головной отросток, гу — гензеновский узелок, жв — желточные вены, нв — нервные валики, па — проамнион, пп — первичная полоска, с — сомиты.

постепенно смещается назад, а впереди от него под эпибластом остается плотная цилиндрическая клеточная масса — головной отросток (рис. 110, Б), который удлиняется по мере продвижения гензеновского узелка назад. Передняя его часть дает пре-хордальную пластинку, а его большая оставшаяся часть — хорду. У некоторых Птиц (например, у Утки, — по: Pasteels, 1950) в головном отростке содержится узкий канал. Трипплет и Мейер (Triplett, Meier, 1982) с помощью сканирующего электронного микроскопа обнаружили, что зачаток хорды (которую они считают мезодермальным органом) первоначально состоит из ряда плотных клеточных комьяков — „аксиальных сегментов”.

К концу гаструляции гензеновский узелок оказывается на месте заднего конца первичной полоски и исчезает. Еще раньше впереди от гензеновского узелка (над зачатком хорды) образуются нервные валики (рис. 109, Б). Процесс нейруляции постепенно распространяется назад. Нервно-кишечный канал у Птиц не образуется; на его месте находится просто скопление слаболифференцированных клеток, которые функционируют как хвостовая почка. Из сгущений мезодермы по сторонам от хорды формируются сомиты. Латеральная мезодерма распространяется вперед, но непосредственно впереди от головы зародыша остается область, где между экто- и энтодермой мезодерма отсутствует. Эта область называется проамнионом, так как позднее на этом месте возникает передняя амниотическая складка.

Процессы перемещения клеток при гаструляции у зародыша Курицы неоднократно исследовались методом маркировки с использованием прижизненных красителей, частиц копоти, тритиевого тимидина. Карты презумптивных областей, полученные

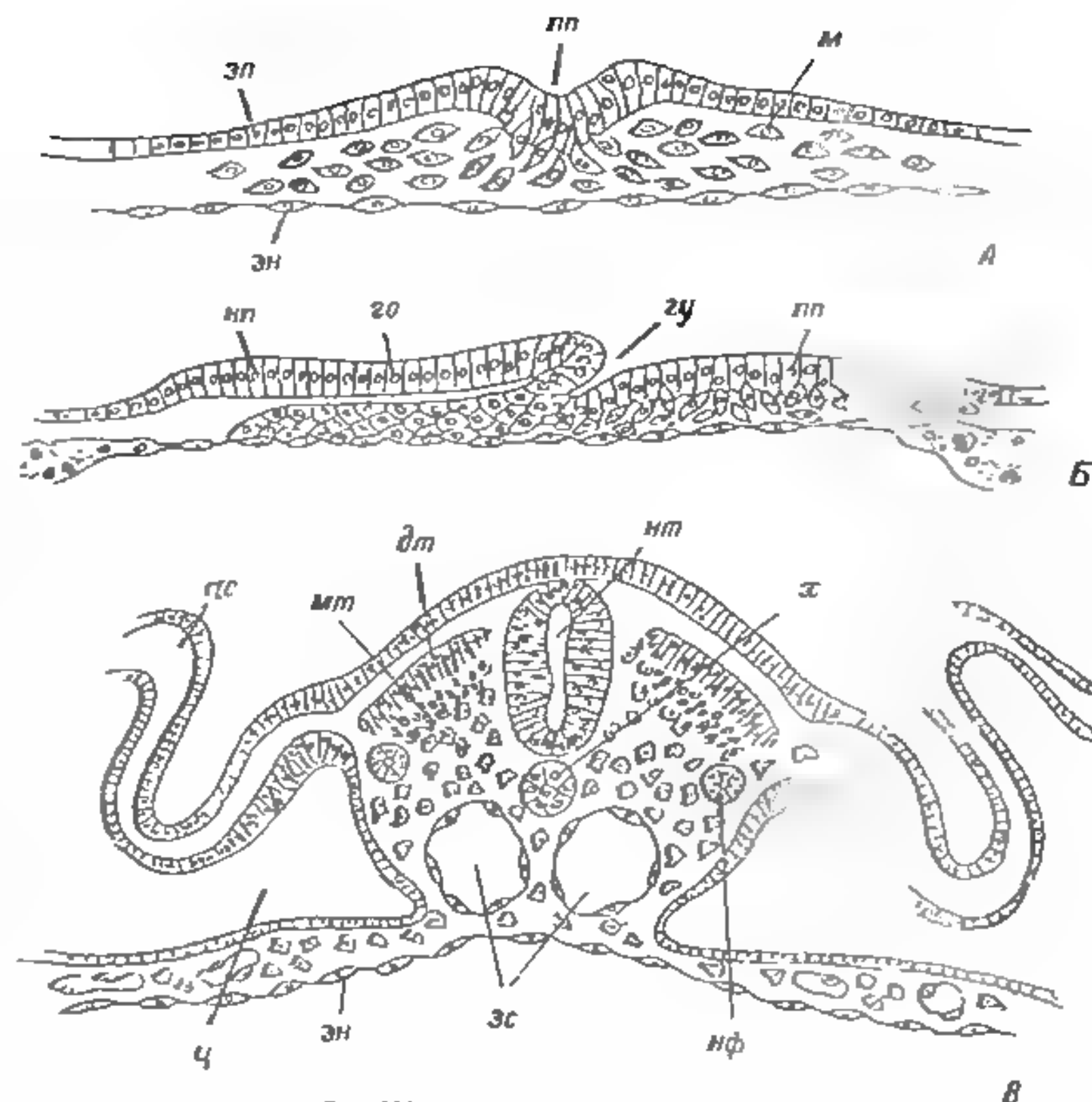


Рис. 110. Развитие Курицы (схема).

А — поперечный разрез через первичную полосу, Б — продольный разрез через первичную полосу, В — поперечный разрез на стадии образования амниотических складок, ас — амниотические складки, го — головной отросток, гу — гензеневский узелок, дт — дерматом, зс — зачаток сердца, м — мезодерма, мт — миотом, нп — нервная пластинка, нт — нервная трубка, нф — нефротом, пп — первичная полоска, х — хорда, ц — целом, эп — энтодерма, эк — эктодерма, эм — эпидермис.

разными авторами, довольно сильно отличаются друг от друга. Так, на карте, составленной Ивановым (1937), непосредственно впереди от гензеневского узелка располагается зачаток хорды, а перед ним — нервная пластинка, а с боков к первичной полоске примыкает материал мезодермы. Остальная часть эпибласта представляет энтодерму. Энтодерма на карте не обозначена, так как предполагается, что она представлена гипобластом. Поскольку через гензеневский узелок происходит погружение материала хорды, а через первичную полосу — иммиграция мезодермы, гензеневский узелок можно считать дорсальной губой бластопора, а первичную полосу — его сближившимися и сомкнувшимися боковыми губами; смещение гензеневского узелка назад соответствует нарастанию дорсальной губы бластопора (рис. 111, А). Сходным образом расположены области презумптивных зачатков и на карте Уоддингтона (Waddington, 1957).

Однако постепенно стали накапливаться наблюдения, свидетельствующие о том, что клетки эмбриональной энтодермы тоже содержатся в эпибласте и попадают внутрь через первичную полосу (Hunt, 1937; Vakaci, 1962; Modak, 1966, и др.). Наиболее точные сведения о морфогенетических движениях во время 2-й фазы гаструляции

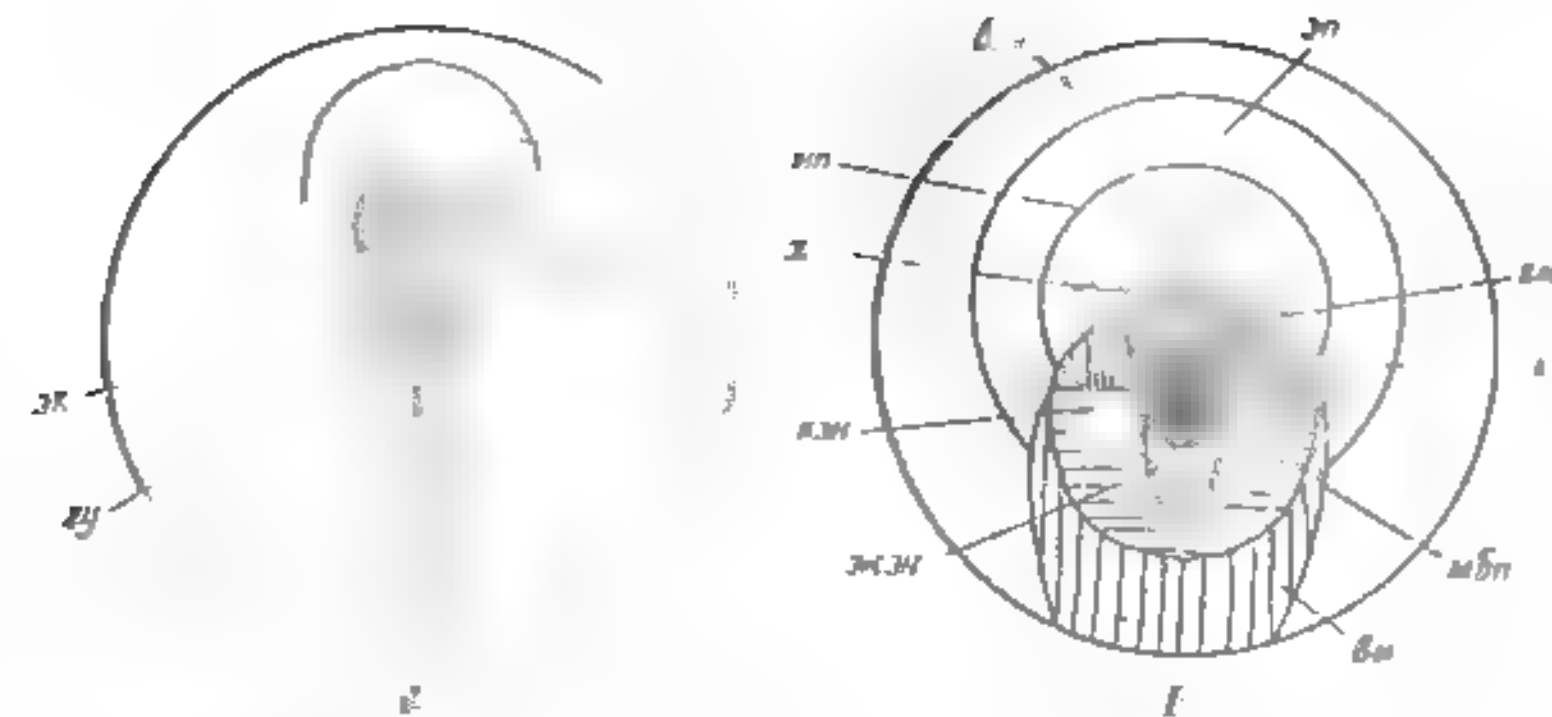


Рис. 111. Карты раст. эмбриона зачатков в эпибласте Курицы.

А — на стадии д. зародышевой (по: Иванов, 1937), Б — по начала гаструляции (по: Газарян, Белоус 1. 2, с изменениями). эм — внезародышевая мезодерма, эк — энтодерма, эп — эктодерма, гу — гензеневский узелок, жм — желточная мезодерма, жн — кишечная энтодерма, м — мезодерма, мбл — мезодерма боковой пластинки, нп — нервная пластинка, нт — нервная трубка, нф — нефротом, пп — первичная полоска, х — хорда, эк — эктодерма, эм — эпидермис.

у Домашней курицы получены Розенквистом (Rosenquist, 1966), который пересаживал кусочки эмбриональной ткани, меченной тритиевым тимидином, на такое же место зародыша-реципиента, находящегося на той же стадии развития. Подсаженные кусочки приживались и включались в процесс нормального морфогенеза (составленная Розенквистом карта с дополнениями Газаряна и Белоусова (1983) изображена на рис. 111, Б). Таким путем был установлен факт, что на стадии ранней (еще короткой) первичной полоски центральную часть эпибласта занимает презумптивная энтодерма, клетки которой мигрируют через переднюю часть первичной полоски и включаются в гипобласт. Предполагается, что они дают не только кишечную, но и большую часть желточной энтодермы. Расположение остальных зачатков не нуждается в комментариях.

Позднее Николе (Nicolet, 1971) подтвердил и дополнил данные Розенквиста. Он установил, что материал энтодермы и мезодермы сначала располагается у заднего края *a. pellucida* и лишь позднее смещается вперед. Удлинение первичной полоски происходит не путем присоединения к ней новых клеток спереди или сзади, а в результате ее вытягивания. Когда первичная полоска достигает максимальной длины, в области гензеневского узелка начинается погружение энтодермы, а из ее задней части — клеток экстраэмбриональной мезодермы. Затем в области гензеневского узелка конденсируется материал хорды, а в остальной первичной полоске — материал эмбриональной мезодермы; эти зачатки уходят внутрь позднее. По мнению Николе, значение гипобласта состоит в том, что он содержит первичные половые клетки и образует зародышевый валик, играющий важную роль в резорбции желтка.

Несколько иначе трактуют процессы образования зародышевых листков у Птиц Спратт и Хааз (Spratt, Haas, 1965), которые изучали их на культивируемых *in vitro* бластодисках Курицы методом маркировки. По их представлениям, в бластодиске еще до начала инкубации различается три слоя и прямого перехода клеток из верхнего слоя в более глубокие не происходит. Взгляды Спратта и Хааза созвучны таковым Балларда на гаструляцию у Костистых рыб.

Представляют интерес некоторые микрохирургические эксперименты с гензеневским узелком (см.: Leikola, 1976). При пересадке гензеневского узелка в бластодерму другого зародыша того же возраста на месте трансплантата развивается дополнительная первичная полоска. Из этого делается вывод, что гензеневский узелок играет

роль организационного центра (или центра градиентного поля, — Nicolet, 1971), что подкрепляет идею его гомологии дорсальной губе бластопора Амфибий. В то же время характер такого индуцированного развития зависит и от влияний, исходящих от смежных частей зародыша-реципента. Так, если новая первичная полоска возникает достаточно далеко от первичной полоски реципента, она сохраняет свою исходную ориентацию, в противном же случае она попадает под влияние первичной полоски реципента и ориентируется так же, как она. Можно вырезать переднюю половину первичной полоски вместе с гензеновским узелком, повернуть ее на 180° и посадить на прежнее место так, что гензеновский узелок окажется где-то в средней части первичной полоски, и все же развитие может протекать нормально. Кроме того, гензеновский узелок не является незаменимым — при его удалении на стадии ранней первичной полоски после заживления раны он восстанавливается.

Зародышевые листки участвуют в образовании ряда провизорных органов *Sauropsida*. Из складок эктодермы и подстилающего ее парметального листка мезодермы формируется амнион и сероза (рис. 110), стенки желточного мешка и аллантоиса состоят из энтодермы и висцерального листка мезодермы. Об этих органах более подробно будет сказано в следующей главе.

Mammalia

Сведения об образовании зародышевых листков у *Mopotremata* имеют отрывочный характер (см.: Gomot, 1982). Флини и Хилл (Flynn, Hill, 1947) различают в конце дробления поверхностный слой клеток („презюмтивную эктодерму“) и 2–3 слоя расположенных внутренних клеток („первичную энтодерму“). Однако остается неясным, имеет ли эта стадия отношение к гастрюляции, так как она вскоре сменяется стадией однослойной бластодермы (в которой авторы различают эктодермальные и энтодермальные клетки). Позднее из бластодермы выделяется энтодерма. После завершения обрастания желтка наступает стадия, которую Флини и Хилл сравнивают со стадией бластоцисты у Плацентарных млекопитающих. Затем образуется первичная полоска с гензеновским узелком. Срезы через зародыш на стадии первичной полоски дают основание полагать, что образование хорды и мезодермы происходит у Однопроходных так же, как у Птиц.

Не намного лучше изучено образование зародышевых листков у *Marsupialia* (см.: Gomot, Lucarz-Biétry, 1982). У Бандикутов *Perameles* и *Isodon* в бластодерме различаются две области: эмбриональная, состоящая из кубических клеток, и экстраэмбриональная, состоящая из сильно уплощенных клеток. Энтодерма образуется путем выселения клеток из эмбриональной части бластодермы. Энтодермальные клетки постепенно распространяются по внутренней поверхности бластодермы и образуют желточный мешок (Hollis, Lyne, 1977). Как уже упоминалось (см. с. 138), у *Dasyurus* на стадии 16 бластомеров различается кольцо из 8 клеток, лежащее ближе к анимальному полюсу, и второе 8-клеточное кольцо, расположенное в экваториальной области. Предполагается, что эмбриональная часть бластодермы развивается из верхнего кольца клеток (Starck, 1959).

У *Placentalia* в конце дробления образуется бластодермический пузырек (бластоциста), в котором различается поверхностный слой клеток — трофобласт — и внутренняя клеточная масса — эмбриобласт, или зародышевый узелок. Содержащая эмбриобласт часть бластоцисты называется эмбриональной, а противоположная — абэмбриональной. Эмбриобласт соответствует бластодиску Рептилий и Птиц, а трофобласт — той части внезародышевой эктодермы, которая входит в состав наружной эмбриональной оболочки — серозы. Своеобразие развития Плацентарных млекопитающих состоит в том, что эта часть экстраэмбриональной эктодермы обособляется и начинает функционировать как провизорный орган очень рано. Гастрюляция

начинается с того, что на внутренней поверхности эмбриобласта появляются уплощенные клетки энтодермы. Обычно принимается, что они выделяются из состава самого эмбриобласта, который тем самым разделяется на эли- и гипобласт, но, по наблюдениям Далька (Dalcq, 1954, — цит. по: Balinsky, 1965), они выселяются из трофобласта и мигрируют на внутреннюю поверхность эмбриобласта. Эти данные нуждаются в подтверждении. После образования энтодермы бластоцисту называют двуслойной, а после образования мезодермы — трехслойной.

Образование гипобласта (каково бы ни было его происхождение) представляет 1-ю фазу гастрюляции. Клетки гипобласта постепенно распространяются по внутренней поверхности трофобласта и образуют замкнутый пузырь, который является гомологом желточного мешка *Sauropsida*, хотя и не содержит желтка. Полость желточного мешка называется лещитоцелом.

У некоторых Насекомоядных (*Hemiacentetes*, — по: Goetz, 1937) желточный мешок развивается иначе — отделившиеся от зародышевого узелка клетки образуют плотный комочек, в котором возникает полость.

У многих Плацентарных млекопитающих до начала 2-й фазы гастрюляции развивается еще один провизорный орган — амнион. Способы формирования амниона очень разнообразны, но можно выделить 3 основных (рис. 112), между которыми имеются и промежуточные типы. 1-й тип состоит в том, что клетки эмбриобласта после выделения из него энтодермы перераспределяются таким образом, что образуют пластинку, а покрывающие ее клетки трофобласта (так называемый Рауберов слой) исчезают (рис. 112, А–Г). Затем по краям этой пластинки образуются амниотические складки — сначала передняя, потом задняя, еще позднее они соединяются друг с другом, так что возникает единая кольцевая складка, отверстие которой постепенно сужается и замыкается. В результате формирующийся зародыш оказывается внутри замкнутой амниотической полости. Обычно до замыкания амниона зародыш успевает уже значительно продвинуться в своем развитии. Амнион, развивающийся с помощью амниотических складок, называется плектамнионом (*plectamnion*). По этому типу протекает развитие амниона у Кролика и Лемура. В других случаях амниотическая полость возникает внутри зародышевого узелка путем кавитации, т. е. схизоцельным способом (рис. 112, А, Д, Ж) — это схизамнион (*schizamnion*). Такой тип амниогенеза наблюдается у Тенрека (*Hemiacentetes*), Ежей, Крыланов (*Megachiroptera*) и Приматов. Существует также много промежуточных типов развития (см.: Chessman, 1937; Goetz, 1938; Starck, 1959). Так, у Петушиных мышей (*Microchiroptera*) полость возникает не внутри зародышевого узелка, а между ним и трофобластом; затем зародышевый узелок принимает форму пластинки и сворачивается в замкнутый амниотический пузырек. Довольно широко распространен такой тип амниогенеза, при котором зародышевый узелок в результате кавитации превращается в пузырек, но потом прорывается наружу и разворачивается, после чего формируются амниотические складки (рис. 112, А, Г, Д, Е); это происходит у Копытных, *Talpa* и *Tupaia*.

Более сложно протекает формирование амниона у Мыши, Крысы и других Грызунов (рис. 113). После того как бластоциста внедряется в одну из крипт матки, она увеличивается в объеме и вытягивается. Такую же удлиненную цилиндрическую форму приобретает эмбриобласт. Трофобласт на эмбриональном поясе бластоцисты (полярный трофобласт) сильно разрастается и образует так называемый эктоплацентарный конус; муллярный трофобласт, расположенный в других частях стенки бластоцисты, распадается на отдельные клетки (гигантские клетки трофобласта), которые проникают в соединительную ткань матки; от этой части трофобласта остается только его базальная мембрана, которая позднее тоже исчезает. Предполагается, что разрастание полярного трофобласта происходит под индукционным влиянием со стороны эмбриобласта (см.: Дыбан, 1988). Энтодермальная стенка желточного мешка тоже сохраняется только на поверхности зародышевого цилиндра (рис. 113, Б).

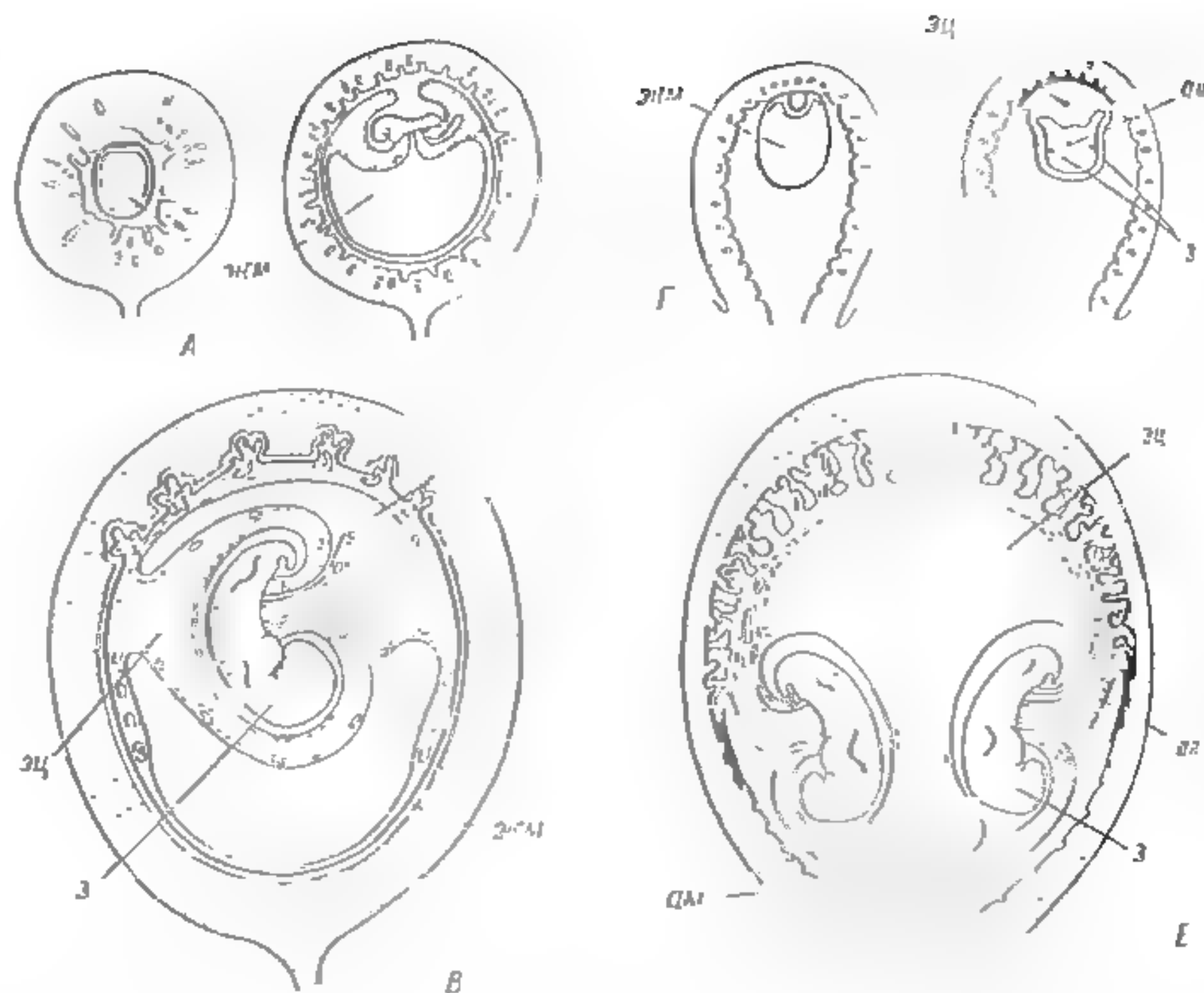


Рис. 114. Развитие Плацентарных млекопитающих (по: Mossman, 1937).

А, Б и В — Муравьед *Mollis javanica*; Г, Д и Е — Броненосец *Dasyurus novemcinctus*. ал — аллантоис, эм — эмбрионическая полость, жм — желточный мешок, э — зародыш, эц — эктоцелом.

Во всех этих случаях извращение листков носит временный характер, касается только их топографии, а не функции, затрагивает лишь внезародышевые части и потому с точки зрения теории зародышевых листков не имеет принципиального значения. Гораздо большим нарушением специфичности зародышевых листков является тот факт, что трофобласт — орган эктодермальной природы — выполняет у Placentalia трофическую функцию.

Своеобразно протекает раннее развитие у Насекомоядного из сем. Прыгунчиков — *Elephantulus*. У него дробление завершается образованием целобластулы. От бластодермы отделяются амёбондильные клетки, которые попадают в бластоцель и образуют довольно плотное скопление, соответствующее эмбриобласту. В этом скоплении возникает амниотическая полость, от него же отделяются клетки энтодермы. Кроме того, из бластодермы выселяется еще некоторое количество клеток мезодермы. По мнению Хорста (Horst, 1945), только после этого наружный слой клеток может быть назван трофобластом.

У Человека полость бластоцисты тоже рано заполняется рыхлой массой клеток, которую долгое время считали внезародышевой мезодермой, но вопрос о ее происхождении (от трофобласта или от внутренней клеточной массы) оставался спорным; еще больше разногласий существовало по поводу того, каким образом происходит у Человека формирование желточного мешка (см.: Starck, 1959; Кнопере, 1969; Luckett, 1978). Некоторые авторы (например, Hertig, 1968, — цит. по: Luckett, 1978) рассматривают

трофобласт Человека не как специализированную часть экстраэмбриональной эктодермы, а как мультипотенциальную ткань, от которой путем деламинации происходят клетки, дающие начало экстраэмбриональной мезодерме, кровеносным сосудам, экстраэмбриональной части желточного мешка и даже амниону.

По данным Люкетта (Luckett, 1978), у Человека сначала развивается бластоциста обычного строения, амнион образуется путем кавитации, а клетки гипобласта (т. е. внезародышевой энтодермы) отделяются от ВКМ. Эти клетки образуют замкнутый первичный желточный мешок. Позднее эпителиальное строение сохраняет лишь та часть стенки желточного мешка, которая примыкает к зародышевому щитку, а остальная энтодерма образует трехмерную сеть. Небольшая щелевидная полость остается лишь непосредственно под эпителиальной пластинкой. Это — вторичный желточный мешок, который постепенно расширяется, оттесняя энтодермальную сеть к периферии; в конце концов остается лишь небольшой вторичный желточный мешок. Из этих наблюдений следует, что у Человека из трофобласта бластоцисты развивается только более сложная трофобласт поздних стадий развития, а гипобласт дает желточную энтодерму. Все остальные зачатки развиваются из внутренней клеточной массы. Раннее развитие Человека усложнено по сравнению с другими Placentalia только тем, что его желточный мешок проходит через сетчатую фазу, и значительная часть составляющих его клеток дегенерирует. Сходно протекает развитие у Шимпанзе, а у Макаки сетчатая стадия отсутствует, но первичный желточный мешок разделяется на маленький вторичный желточный мешок и большой пузыревидный остаток.

Как отмечает Моссман (Mossman, 1937), различные типы амниогенеза могут встречаться даже у представителей одного отряда; образование амниона путем кавитации обычно наблюдается у видов с ранней и глубокой имплантацией. Поскольку амниотические складки формируются у *Sauropsida*, *Monotremata* и *Marsupialia*, естественно предположить, что плеотамнион более примитивен, чем схизамнион. Эволюционное возникновение последнего можно рассматривать как результат рационализации процесса, его упрощения и ускорения; последнее проявляется, в частности, в том, что амниотические складки образуются сравнительно поздно, а схизамнион обычно возникает задолго до 2-й фазы гастрюляции. Впрочем, на этот счет имеются и другие точки зрения (которые будут рассмотрены в V главе).

2-я фаза гастрюляции начинается с того, что в центральной части эпибластической пластинки (или на дне амниотической полости, если таковая уже имеется) образуется утолщение — зародышевый щиток. Он возникает в результате перемещения клеток из передней части эпибласта назад и из его латеральных частей к медианной линии (Daniel, Olson, 1966). Затем (у зародыша Свины, — по: Heuser, Streeter, 1929) у заднего края зародышевого щитка появляется полулунное утолщение, которое вытягивается и превращается в первичную полосу, из которой мигрируют клетки мезодермы и кишечной энтодермы. Последняя включается в верхнюю стенку желточного мешка (т. е. в гипобласт). Происхождение кишечной энтодермы из эпибласта доказывается экспериментами с культивированием частей первичной полоски *in vitro* и *in vivo* (под оболочкой почки взрослой Мыши, — Levak-Svajger, Švajger, 1971). Изолированные кусочки гипобласта резорбировались, а из эпибласта и мезодермы развивались уродливые зародыши, в составе которых различались элементы, соответствующие всем трем зародышевым листкам, включая энтодерму.

Затем в передней части первичной полоски образуется расширение, отделенное от остальной полоски более узкой шейкой, — гензеновский узелок (рис. 115, А). От гензеновского узелка вперед вырастает головной отросток, в котором у Человека, многих Приматов, Кролика и Летучей мыши *Myotis* содержится узкий канал. У некоторых других Плацентарных млекопитающих (Свины, Насекомоядного *Elephantulus*, Летучей мыши *Glossophaga*, Броненосца *Tatusia*, Примата *Tarsius*) канал в головном отростке выражен хуже или отсутствует (см.: Mulnard, Pasteels, 1982).

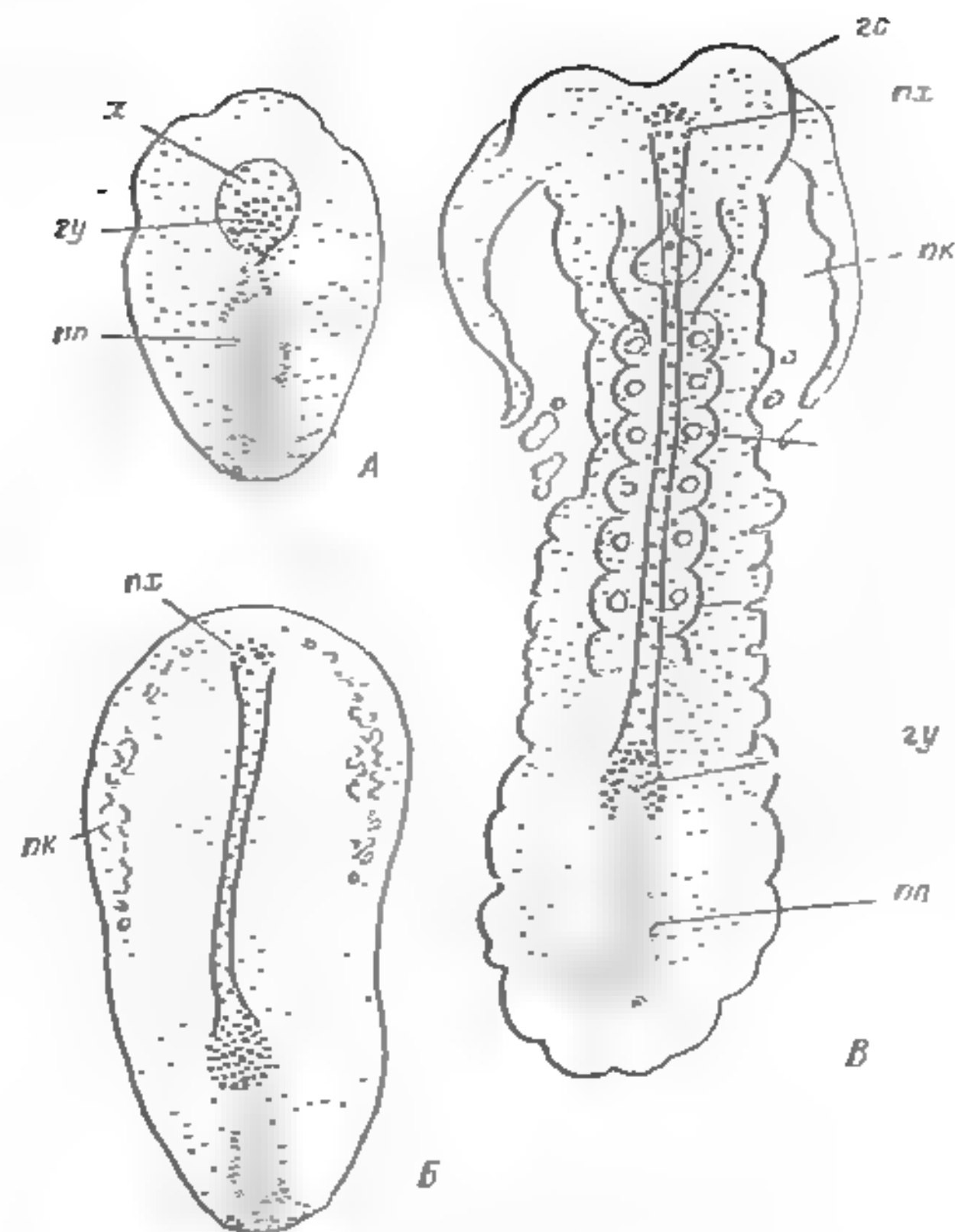


Рис. 115. Гастрюляция и нейруляция у Спиньи (по: Streeter, 1927).

А — стадия удлинения первичной полоски, Б — укорочение первичной полоски и образование хорды, В — начало формирования сомитов. зс — головная складка, гу — гензеновский узелок, пк — зачаток перикардиальной полости, пл — первичная полоска, гх — прехордальная пластинка, с — сомиты, х — зачаток хорды.

Головной отросток представляет собой зачаток хорды. Его передний конец срастается с утолщением гипобласта и образует вместе с ним прехордальную пластинку. В тех случаях, когда имеется хордальный канал, нижняя стенка разрывается и канал вступает в сообщение с полостью желточного мешка. Если же хордального канала нет, головной отросток расплывается в форме хордальной пластинки и временно включается в гипобласт. В обоих случаях позднее зачаток хорды снова обособляется.

Дальнейшее развитие (укорочение первичной полоски, образование нервных зачатков и сомитов и т. д.) протекает в общих чертах так же, как у *Saugorsida*. В тех случаях, когда в головном отростке содержится просвет, образуется нервно-кишечный канал. В мезодерме независимо друг от друга возникают целомические полости трех родов: экзотелом, перикардиальная полость (в передней части зародышевого щитка) и полости сомитов (Streeter, 1927). Последовательность деления массы эмбриональных клеток на зародышевые листки и зачаток провизорных и definitivo-визорных органов подробно изучена у лабораторных животных (см.: Дыбан, 1988).

Развитие высших Млекопитающих, несмотря на вызванный плацентарным живорождением возврат к полному дроблению, в основном сохраняет все характерные

особенности меробластического типа. Образуются все провизорные органы, хотя их структура, функция и способы формирования подверглись более или менее значительным адаптивным изменениям. Фундаментальные процессы образования зародышевых листков и основных зачатков мало изменились. Большое сходство гастрюляции у Птиц и Млекопитающих (образование первичной полоски и гензеновского узелка) вызывает даже некоторое недоумение, так как на филогенетических схемах, составленных палеонтологами (см.: Наумов, Карташев, 1979), Млекопитающие стоят гораздо ближе к Черепашам, гастрюляция которых протекает по совершенно другому типу. Однако в вопросах филогении Позвоночных решающий голос бесспорно принадлежит палеонтологии, и ничего не остается, как признать, что здесь мы имеем дело с удивительным примером параллельной эволюции онтогенетического процесса.

Эволюция гастрюляции у Позвоночных

Из-за сложности процессов гастрюляции у Позвоночных с меробластическим типом развития некоторые авторы, мало знакомые с развитием Беспозвоночных животных, оказались неспособными дать эволюционный анализ этих процессов и пришли к отрицанию основных положений теории зародышевых листков. Так, по мнению Балларда (Ballard, 1982), такие термины, как бластула, гастрюла и бластопор, к Костистым рыбам неприменимы. Однако сравнительная эмбриология располагает общими понятиями, которые могут служить для характеристики раннего развития Костистых рыб, — у них представлена дискобластула, а гастрюляция разделилась на два независимо протекающих процесса: обрастание желтка бластодиском, край которого соответствует бластопору, и обособление зародышевых листков, которое осуществляется (по данным самого Балларда) путем деламинации. Последняя нередко наблюдается и у Беспозвоночных — в тех случаях, когда в результате дробления образуются значительные массы беспорядочно расположенных клеток.

Такую же нигилистическую позицию занимает Пастелс (Pastels, 1937, 1940, 1980), который подчеркивает, что двуслойная стадия развития Позвоночных с меробластическим дроблением мало похожа на геккелевскую Гастрю. Но даже противники теории Гастреи признают это возражение против нее очень слабым. Наивно было бы думать, что тип развития низших Metazoa может без существенных изменений сохраниться у Позвоночных. Не придавая зародышевым листкам никакого значения и не пересуя тем, как исторически возникли различные онтогенетические структуры и процессы, Пастелс определяет гастрюляцию как чисто кинетический процесс, в результате которого зачатки, расположенные сначала на поверхности, попадают на свое окончательное место внутри зародыша, а бластопор — как отверстие, через которое происходит их миграция внутрь. Отрицает Пастелс и энтероцельное образование мезодермы у Хордовых только потому, что у Асцидий мезодерма уже детерминирована и представлена на стадии бластулы определенными бластомерами. На это можно возразить, что энтероцелия — понятие прежде всего морфологическое и не зависит от того, на какой стадии происходит детерминация мезодермального зачатка. У Ланцетника энтероцельный способ образования мезодермы наблюдается непосредственно в такой классической форме, что отрицать его может только человек, находящийся во власти предвзятых представлений. Следы энтероцелии сохраняются у Круглоротых, Хрящевых гангоидов и Хвостатых амфибий.

По мнению Пастелса, разнообразие форм гастрюляции у Позвоночных обусловлено случайными причинами (хотя он не указывает, какими именно). С этим тоже согласиться трудно. Зависимость типов гастрюляции от организации яйца общепризнана, но изменения этой организации тоже не случайны. Яйцам Хордовых изначально свойственна более или менее ясно выраженная билатеральная симметрия, которая откладывает свой отпечаток и на гастрюляцию, а вариации в строении яиц касаются

главным образом количества желтка, которое в процессе эволюции прогрессивно увеличивается. Последнее есть проявление общей эволюционной тенденции; резкое снижение содержания желтка в яйцах Млекопитающих является исключением, обусловленным выработкой плацентарного живорождения. Накопление желтка происходит независимо в разных труппах и вызывает сходные изменения в ходе развития; некоторые, большей частью незначительные вариации меробластического типа развития синцитиальствуют лишь о его многократном и независимом происхождении.

Таким образом, можно наметить следующие этапы эволюции гаструляции у Позвоночных.

1) У Ланцетника и Асцидий дробление олиголецитальных яиц завершается образованием целобластулы, а гаструляция протекает по типу инвагинации, но в ней уже проявляется билатеральная симметрия — материал мезодермы, пройдя через бластопор, направляется не прямо в анимальном направлении, а отклоняется к спинной стороне зародыша, и оказывается поэтому в крыше первичной кишки по сторонам от хорды.

2) У части Ампипия (у Многих, Осетровых рыб, большинства Амфибий), несмотря на резко выраженный телелецитальный тип яиц, дробление еще полное и образуется бластула с эксцентрическим бластоцелем и массивной желточной подушкой в вегетативной половине. Отчасти из-за этой подушки, а отчасти из-за того, что презумптивные зачатки осевых органов на стадии бластулы уже сдвинуты к будущей спинной стороне, бластопор появляется не на самом вегетативном полюсе, а дорсально ближе к экватору, и через его дорсальную губу перемещение клеток будущей хорды и паракордальной мезодермы происходит особенно активно. В гаструляции сочетаются элементы инвагинации (в области дорсальной губы бластопора) и эпиболии. Последняя проявляется в том, что к концу процесса бластопор принимает форму кольцевой складки, нарастающей на желточную пробку. При этом какая-то часть энтодермальных клеток (большая или меньшая у разных видов) не участвует в построении кишечника и после резорбции заключенного в них желтка разрушается. Эту часть энтодермы можно считать желточной.

3) У других Ампипия (Селяхий, Костистых рыб, некоторых Амфибий) желтка уже так много, что дробление становится дискоидальным; в вегетативной части зародыша остается значительная масса нераздробившегося желтка, в которой заключено некоторое количество ядер дробления (синцитиальный перибласт, мероциты), а на анимальном полюсе формируется бластодиск. Происходящее затем обрастание желтка уже не имеет прямого отношения к образованию зародышевых листков, из-за чего многие эмбриологи не считают этот процесс частью гаструляции. Однако это совершенно не оправдано, поскольку желток не является чем-то совершенно посторонним по отношению к зародышу и содержит клеточные элементы, соответствующие желточной энтодерме.

Образование зародышевых листков у меробластических Ампипия происходит различными способами. У Костистых рыб, по старым представлениям, происходит подворачивание заднего края бластодиска, который соответствует дорсальной губе бластопора. Из подвернувшегося материала развиваются хорда, мезодерма и кишечная энтодерма, а желточная энтодерма представлена перибластом, который образует стенки желточного мешка. По более новым данным Балларда (Ballard, 1973a, 1973b, 1982), зародышевые листки у Костистых рыб вообще не выражены и зачатки различных органов выделяются прямо из бластодиска (хотя до этого они располагаются в его толще на трех разных уровнях, топографически соответствующих зародышевым листкам). Поскольку такой тип развития у других Позвоночных не встречается, то, принимая версию Балларда, следует признать, что эволюция гаструляции у Костистых рыб пошла сабюбитным путем. Впрочем, в более слабой степени элементы деламинации наблюдаются и при гаструляции Амфибий и других Ампипия, у которых представлена целобластула с многослойной стенкой.

У Селяхий и Безногих амфибий в бластодиске происходит дифференциация на два слоя — эпибласт и гипобласт. Гипобласт представляет собой энтодерму, а эпибласт помимо эктодермы включает в себя материал хорды и мезодермы, который попадает внутрь благодаря подворачиванию заднего края эпибласта. Подворачивающийся задний край эпибласта совершенно обоснованно считается гомологом дорсальной губы бластопора Ампипия с полным дроблением. За счет гипобласта развиваются не только кишечник, но и стенки желточного мешка, а роль перибласта в переработке желтка не очень значительна. Таким образом появляется вторая „генерация“ желточной энтодермы. Габаева и Карнычева (1987) отмечают, что эти две части желточной энтодермы различаются не только по своему происхождению, но и функционально, так как переработка желтка перибластом совершается по типу внутриклеточного пищеварения, а стенками желточного мешка — по типу полостного пищеварения. Описанный тип развития можно рассматривать как эволюционную стадию, подготавливающую возникновение более специализированного типа развития *Sauropsida*.

4) У *Sauropsida* происходит еще более резкое разделение процессов образования зародышевых листков и эпибластического обрастания желтка, которое выражается в том, что бластоперальная область (зародышевый щиток у Рептилий, первичная плоскость у Птиц) располагается не на краю эпибласта, а ближе к его середине (интрадискально). Вторая особенность гаструляции *Sauropsida* (которую можно считать доказанной у Птиц, но которая, возможно, имеется и у Рептилий) состоит в том, что гипобласт представляет только желточную энтодерму, а кишечная энтодерма выделяется из состава эпибласта. Как могли возникнуть эти отношения? Здесь мы встречаемся с ситуацией, сходной с таковой у Насекомых. Можно предположить, что во время агрегации эпи- и гипобласта часть энтодермальных клеток задержалась в эпибласте, но не исключено, что кишечная энтодерма стала развиваться у Птиц из нового источника, т. е. что мы имеем дело с меторизмом.

5) Гаструляция Маммалиа в основных чертах сходна с таковой *Sauropsida*, но приобрела новые своеобразные особенности. Так, у Плацентарных млекопитающих (у Сумчатых это выражено еще не очень ясно) еще до начала гаструляции происходит обособление части внезародышевой эктодермы в форме трофобласта. Из эмбриобласта (который приблизительно соответствует бластодиску *Sauropsida*) путем деламинации выделяется желточная энтодерма, которая эпибластически обрастает пространство на месте отсутствующего желтка и образует желточный мешок, рекапитулируя соответствующие процессы у *Sauropsida*. У многих *Placentalia* еще до начала 2-й фазы гаструляции образуется амнион и внезародышевая мезодерма. Такая акселерация развития некоторых провизорных органов обусловлена потребностями внутриутробного развития.

Интересная особенность развития всех *Amniota* состоит в том, что у них не только энтодерма, но и другие зародышевые листки подразделяются на собственно зародышевую и внезародышевую части. О том, какое применение в развитии получают внезародышевые части зародышевых листков, будет речь в следующей главе, здесь же следует еще раз коснуться вопроса о происхождении кишечной и желточной энтодермы. Некоторые авторы резко противопоставляют эти две части энтодермы. По мнению Петера (Peter, 1938, — цит. по: Кнорре, 1941), только кишечная энтодерма Птиц гомоложна энтодерме низших Позвоночных, а желточная энтодерма представляет собой более позднее эволюционное новообразование; в процессе эволюции происходит постепенное вытеснение (замена) кишечной энтодермы желточной. Однако мы уже имели возможность убедиться в том, что первоначально вся энтодерма была кишечной (как это можно видеть у Ланцетника и Асцидий), но потом часть энтодермальных клеток начинает специализироваться на переработке желтка и перестает участвовать в развитии кишечника и превращается в желточную. Первые шаги в этом направлении уже можно видеть у Амфибий. У форм с дискоидальным дроблением возникает

специальный орган — желточный мешок. Вытеснение кишечной энтодермы желточной можно понимать лишь в том смысле, что по мере увеличения количества желтка увеличивается и относительный объем желточной энтодермы. Можно даже допустить, что у Птиц вся первичная энтодерма стала желточной, а новообразованием (продуктом меторизиса) является именно кишечная энтодерма.

При осмысливании гастрюляции *Sauropsida* с эволюционной точки зрения возникают еще некоторые неясные вопросы — является ли зародыш с двуслойным бластодиском бластулой или уже гастрюлой и что следует считать бластоцелом — подзародышевую полость или щель между эпи- и гипобластом (ср.: Габаева, Карпычева, 1987). При первом знакомстве с эмбриологией Птиц кажется естественным считать бластоцелом подзародышевую полость, но затруднение состоит в том, что у большинства животных (в том числе и у низших *Deuterostomia*) бластоцель превращается в первичную полость тела, а подзародышевая полость Птиц (прикрепство, ограниченное гипобластом и перибластом) становится гастральной полостью, первичная же полость тела располагается между эпи- и гипобластом.

Разные авторы пытаются разрешить эти вопросы разными путями. По мнению Пастелса (Pastels, 1940, 1980), подзародышевая полость есть случайное образование, а бластоцелом у *Sauropsida* является пространство между эпи- и гипобластом (между эктофиллом и эндофиллом). Эту идею в еще более определенной форме развивает Уоддингтон (Waddington, 1952). Он трактует двуслойный бластодиск как сплюснутую целобластулу, у которой анимальная и вегетативная стенки почти слились; положение желтка вне бластулы он объясняет тем, что желток как бы вытолкнут из зародыша через разрыв в вегетативной части бластулы. Однако такая трактовка дискобластулы имеет слишком упрощенный и схематичный характер, так как на самом деле желток не выталкивается из зародыша, а обособляется вместе с частью энтодермальных клеток.

Нную точку зрения по рассматриваемому вопросу высказали Габаева и Карпычева (1987). Полость, расположенную между бластодиском и перибластом у всех меробластических Позвоночных, они считают бластоцелом, но судьба этой полости в разных группах различна. У Костистых рыб она не участвует в образовании каких-либо полостей более позднего зародыша и исчезает бесследно, у Селяхний, как и у Аплана с голобластическим развитием, бластоцель вытесняется рыхлой массой клеток энтодермы, а у Аплана „презюмтивная энтодерма уже изначально расположена в крыше бластоцеля” (с. 16), который превращается в гастрюлу. Однако утверждение, что расположенная под бластодиском полость всегда является бластоцелом, представляется весьма спорным. Чтобы понять природу этой полости, необходимо более внимательно рассмотреть, как происходит формирование бластодиска и почему у *Sauropsida* в него оказалась включенной энтодерма. Обсуждая последний вопрос, Габаева и Карпычева отмечают, что у Аплана с полным дроблением иногда (у некоторых Амфибий, у Костного ганоида *Ambia* и др.) происходит „отделение от дна бластоцеля, представленного презюмтивной энтодермой, клеток, мигрирующих в его свод... Эти клетки хорошо отличимы от клеток крыши бластулы по величине и количеству желточных включений. В результате таких клеточных перемещений крыша бластоцеля еще до начала инвагинации оказывается выстланной презюмтивной энтодермой” (с. 15). А у Аплана, по мнению этих авторов, можно наблюдать „оттолок, своего рода рекантиляцию этого явления...” (там же). Совершенно правильно отметив сходство в некоторых деталях развития Аплана и Аплана, они дали смутный, на мой взгляд, не правильную эволюционную оценку. Гораздо больше оснований полагать, что присоединение части вегетативных клеток к анимальной стенке бластулы, встречающееся как исключение и слабо выраженное у некоторых Позвоночных с полным дроблением, стало правилом и получило дальнейшее развитие у форм с дискоидальным дроблением.

Вспомним, как происходит формирование бластодиска у Селяхний, меробластическое дробление которых имеет относительно примитивный характер: приблизительно на стадии 32 бластомеров на анимальном полюсе различается слой вполне обособленных клеток и слой клеток, не отграниченных от желтка, а между ними хорошо выраженный бластоцель (см. рис. 105). Таким образом, зародыш фактически представляет собой резко неравномерную целобластулу, в вегетативной половине которой (в желточной подушке) клеточные границы отсутствуют. Расположение митотических веретен на последующих стадиях дробления недвусмысленно показывает, что как от анимальной, так и от вегетативной стенок бластулы отделяются клетки, которые попадают в бластоцель и заполняют его; бластоцель фактически редуцируется. Хотя внешних различий между клетками анимального и вегетативного происхождения часто нет, можно предположить, что у поверхности преобладают первые, а в глубине — вторые.

Можно предпочитать также, что когда позднее происходит сегрегация эпи- и гипобласта, эпибласт формируется преимущественно из анимальных клеток, а гипобласт — из вегетативных. Одновременно между гипобластом и перибластом возникает более обширное пространство, которое теперь с полным правом можно назвать гастрюлой, так как оно со всех сторон ограничено энтодермальными элементами. После эпителлизации гипобласта между ним и эпибластом тоже появляется полость, которую можно считать производным бластоцеля. Следует заметить, что и у других животных прямое превращение бластоцеля в первичную полость тела наблюдается очень редко, обычно же во время гастрюляции бластоцель полностью вытесняется погружающейся внутрь энтодермой и мезодермой, а первичная полость тела возникает позднее в результате накопления жидкости между зачатками разных органов.

У других Позвоночных с дискоидальным дроблением настоящий бластоцель не всегда выражен достаточно хорошо, но способ формирования многослойного бластодиска не имеет принципиальных отличий от описанного выше. Отделение клеток от желточного синцития и присоединение их к внутренней поверхности бластодиска происходит сходным образом. Иногда даже (например, у *Lacerta vivipara*, — по: Hubert, 1962) хорошо видно, что клетки эпи- и гипобласта, отличающиеся по форме и содержанию желтка, имеют разное происхождение и не смешиваются. Поскольку глубокие слои бластодиска состоят у *Sauropsida* из клеток, отделившихся от желточного синцития, подзародышевая полость является настоящим гастрюлом. Таким образом, бластодиск имеет двойственное происхождение, и то, что мы называем деламинацией, есть лишь более четкое разграничение составляющих его разнородных частей.

Что же касается того, следует ли считать стадию двуслойного зародышевого диска бластулой или гастрюлой, то этот вопрос не имеет принципиального значения, так как деление онтогенеза на стадии условно. Все же последнее представляется более оправданным хотя бы потому, что при морульной деламинации более примитивных животных (например, *Hydrozoa*) стадия с четко разграниченными экто- и энтодермой называется гастрюлой.

Говоря о зародышевых листках у Хордовых, нельзя обойти молчанием еще один вопрос — к какому зародышевому листку относится хорда? Поскольку зачаток хорды у большинства Позвоночных находится в самом тесном контакте с мезодермой, многие эмбриологи причисляют его к производным этого зародышевого листка. Но эмбриологи, имеющие дело с Беспозвоночными, склоняются к тому, что хорда является энтодермальным органом. В защиту последней точки зрения можно привести следующие соображения.

1) Энтодерма проявляет способность давать опорные хордоподобные структуры у животных с различной систематической принадлежностью. К числу таких структур относятся плотные тяжи из вакуолизированных энтодермальных клеток в щупальцах Гидроидных полипов, а также опорный орган некоторых псаммофильных

Турбеллярий из отряда *Seriata*. Этот орган имеет форму направленного вперед плотного выроста кишки и состоит из вакуолизированных клеток (Ах, Ах, 1969). Хотя стомохорд *Hemichordata* не вполне гомологичен нотохорду настоящих Хордовых, это орган сходного функционального значения, а его энтодермальное происхождение никем не оспаривается.

2) На карте расположения презумптивных зачатков у низших Хордовых (Ланцетника и Асцидий) материалы хорды и мезодермы занимают в экваториальной зоне диаметрально противоположное место; сближение этих зачатков происходит только во время гастрюляции. Выделение зачатка хорды из состава архентерона происходит независимо от целомических мешков.

3) На карте презумптивных зачатков Позвоночных материал мезодермы вторично сдвинут к спинной стороне и контактирует с зачатком хорды. Однако независимое обособление этих зачатков во время гастрюляции выражено у Амфибий еще резче, чем у Ланцетника, так как мезодерма обособляется у них путем деламинации и не входит в состав стенки архентерона. Только у Позвоночных с дискоидальным дроблением хорда проявляет более тесную связь с осевой мезодермой, чем с энтодермой.

Все эти факты достаточно убедительно показывают, что в процессе эволюции хорда возникла вследствие того, что часть дорсальной стенки кишки стала выполнять опорную функцию, и соответственно она должна считаться энтодермальным органом.

Как уже упоминалось, ткани и органы взрослых Асцидий обладают широкими морфогенетическими потенциями, выходящими за рамки тех зародышевых листков, из которых эти органы развиваются. Для высших представителей Хордовых — Позвоночных характерна более строгая специфичность зародышевых листков, распространяющаяся и на ткани взрослых животных, хотя все-таки наблюдаются метеризисы и некоторые исключения. К числу последних можно отнести образование мезенхимных клеток из эктодермы нервных гребней и из трофобласта. Трофическая функция последнего тоже является нарушением специфичности зародышевых листков.

Большую дискуссию вызвал вопрос, из какого зародышевого листка развивается передний отдел кишечника Позвоночных, который связан также с проблемой морфологической природы прехордальной пластинки (см.: Кнорре, 1971, 1980в). В области прехордальной пластинки материал хорды, мезодермы и эктодермы разграничен неясно. Поэтому, по данным разных авторов, за счет прехордальной пластинки у Рептилий, Птиц и Млекопитающих развиваются разнообразные зачатки: передний конец хорды, мезодерма премандибулярных сомитов, карман Ратке (энтодермальная часть гипофиза) и т. д. Из описания Кнорре (1971) можно сначала заключить, что у Куриного зародыша из прехордальной пластинки развивается дорсальная стенка головной кишки, а в последующих рассуждениях он считает всю головную кишку производным прехордальной пластинки. В процессе органогенеза из головной кишки развивается эпителиальная выстилка ротовой полости, пищевода и трахен. По своим гистологическим характеристикам и по поведению в экспериментальных условиях (по способности давать многослойные ороговевающие структуры) эпителии этих органов стоят ближе к эпидермису (т. е. к эктодерме), чем к эпителиям энтодермального происхождения. Это дало основание Хлопину (1946) для признания эктодермальной природы прехордальной пластинки. Чтобы объяснить, почему участок эпидермиса оказался в составе первичной кишки, Кнорре, разделяющий взгляды Хлопина, обратился к принципу метеризиса, выдвинутому Шимкевичем (1908), и предположил, что прехордальная пластинка представляет собой участок эктодермы, который вторично включился в состав кишечника.

По этому поводу можно заметить следующее. Даже если мы примем, что в эволюции развития переднего отдела кишечника Позвоночных имел место метеризис (хотя пока это только гипотеза), природа прехордальной пластинки остается неясной: во

первых, нельзя считать доказанным, что вся головная кишка является производным прехордальной пластинки, а во-вторых, не следует забывать, что из этой пластинки развиваются также мезодермальные зачатки.

Позвоночные обладают ограниченной регенеративной способностью. У их низших представителей (например, Амфибий) возможно восстановление утраченной конечности, а у высших речь может идти только о заживлении раны или компенсаторной гипертрофии внутренних органов. Бесполое размножение, так сильно развитое у Асцидий и других Оболочников у Ланцетника и Позвоночных не встречается. Единственное исключение составляет полиэмбриония, которая наблюдается как нормальное явление у Броненосцев из рода *Tatusia* (Fernández, 1909, 1915; Newmen, Patterson, 1910; Patterson, 1913). У *T. повесцинта* эмбриотическая полость образует четыре дивертикула, в каждом из которых закладывается первичная полоска (рис. 114) и начинается развитие четырех зародышей; у *T. hybrida* сходным образом может развиваться до 12 зародышей. Такую полиэмбрионию можно рассматривать как своеобразное почкование, но так как оно происходит на стадии, когда присутствуют только внезародышевые части, а образование definitivo зародышевых листков еще не началось, специфичность последних им не затрагивается.

Общий очерк эволюции зародышевых листков и связанные с ними филогенетические проблемы

Согласно теории Фагоцителлы, тело первичных Многоклеточных животных состояло только из двух клеточных пластов — киобласта и фагоцитобласта. У *Cnidaria* (Diploblastica), сохранивших мало измененный тип развития, киобласт представлен эпидермой, а фагоцитобласт — гастродермой. Эмбриональные зачатки этих пластов называются экто- и энтодермой. Не следует, однако, забывать, что у многих Книдарий на более поздних стадиях индивидуального развития в мезоглее появляются клеточные элементы, которые можно рассматривать как пополнение фагоцитобласта и его периферическую часть, т. е. как зачаточную мезодерму.

У примитивных Triploblastica произошло разделение фагоцитобласта на кишечный эпителий и ткань внутренней среды — паренхиму (у Бескишечных турбеллярий это разделение еще не завершено). Поэтому у этих животных имеются три зародышевых листка — экто-, энто- и мезодерма. Затем по мере усложнения организации животных увеличивается количество и разнообразие органов, формирующихся за счет каждого зародышевого листка. Здесь уместно еще раз повторить тезис, что развитие органа из того или иного зародышевого листка рекапитулирует, как правило, его эволюционное происхождение от того или иного более примитивного органа предковой формы и в конечном счете от одного из пластов тела первичного Метазоона.

Параллельно с этим в процессе эволюции вырабатывается и более жесткая специфичность зародышевых листков, которые постепенно утрачивают способность в экспериментальных условиях и в случае различных повреждений давать начало зачаткам тех органов, которые не развиваются из них в норме. Такие явления, как извращение зародышевых листков у Губок, ранняя редукция эктодермы у Плоских червей, полное отсутствие энтодермы у некоторых Мшанок, у высших животных невозможны.

Гораздо более сложными путями происходила эволюция способов обособления зародышевых листков. Выше уже было показано, как эволюционировали способы формирования двуслойного зародыша на примере *Cnidaria* (см. с. 161). У большинства Triploblastica гастрюляция приобрела характер двухступенчатого процесса: сначала происходит разделение эктодермы и общего зачатка энто- и мезодермы, потом обособляются последние два листка; реже наблюдается сегрегация энтодермы от экто- и мезодермы, что является следствием вторичного изменения последовательности

гастрюляционных процессов. Общий зачаток энто- и мезодермы (мезэнтодерма) у Первичноротых чаще всего имеет вид аморфной клеточной массы, а у Вторичноротых — эпителия, ограничивающего зачаток гастральной полости, и потому называется первичным кишечником, или архентероном. Сравнительно редко (например, у животных с детерминированным спиральным дроблением) сегрегация всех трех зародышевых листков происходит одновременно.

Усложняет процессы гастрюляции и существование мезодермы энтодермального и эктодермального происхождения. Правда, некоторые эмбриологи полагают, что зародышевые листки (хотя бы сначала) должны иметь эпителиальное строение, и потому не считают мезенхиму (=эктомезодерму) зародышевым листком (Гертвиг, 1908; близкие представления высказывают также Сальвини-Плавен и Сплектна (Salvini-Plawen, Splechtna, 1979)). Хайман (Hyma, 1951), которая придерживается теории происхождения Бескишечных турбеллярий от планулы Cnidaria, полагает, что экто-мезодерма унаследована Первичноротыми от их вланулоидных предков, а энто-мезодерма имеет более позднее происхождение. Различное эволюционное происхождение энто- и энто-мезодермы признает также Грунер, по мнению которого сначала (на филогенетической стадии Бластем) обособилась мезенхима, потом (путем инвагинации) — энтодерма, а еще позднее — мезодерма (Gruener, 1980).

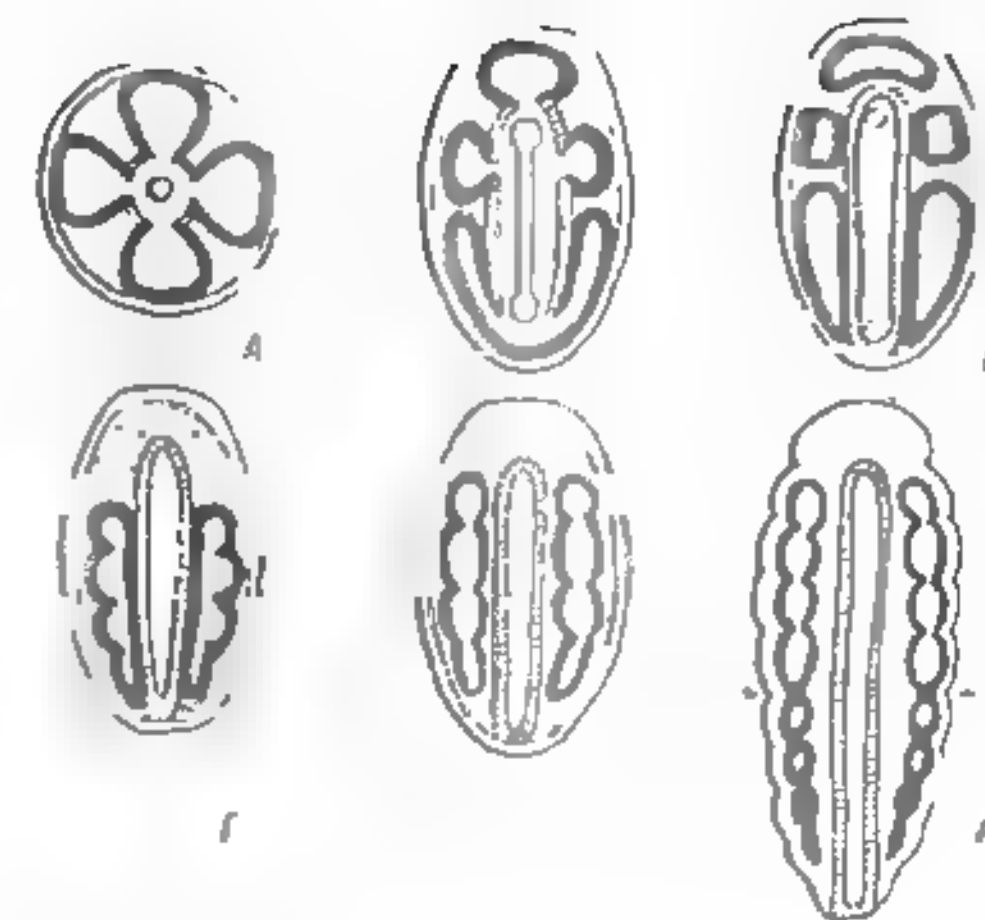
Но с точки зрения теории Фагоцителлы различия между экто-мезодермой и энто-мезодермой не принципиальны, поскольку и та и другая являются частью фагоцитобласта. Сами эти названия можно употреблять лишь условно, так как до выделения мезодермальных элементов наружный и внутренний листки еще не представляют экто- или энтодерму в чистом виде.

Хайман выделяет 5 различных способов обособления энто-мезодермы: 1) телобластический, характерный для низших Protostomia, 2) развитие из мезодермальных полосок нетелобластического происхождения (у многих Arthropoda), 3) энтероцельный (у низших Deuterostomia), 4) пластинчатый (путем врастания в первичную полость тела слоя клеток из области бластопора — у Позвоночных) и 5) мезенхимный (путем выселения отдельных клеток из стенки кишки преимущественно в области бластопора). Возникает вопрос, какой из этих способов следует считать первичным, а какие производными. Его решение тесно связано с различными филогенетическими представлениями разных авторов. Чтобы не забираться в дебри филогенетики, мы рассмотрим лишь несколько эволюционных схем, выражающих наиболее контрастирующие друг с другом представления.

Обычно принимается, что основным способом образования мезодермы для Первичноротых является телобластический, а для Вторичноротых — энтероцельный. Разделение Bilateria на Proto- и Deuterostomia (Grobber, 1908) первоначально предполагало независимое происхождение этих двух групп животных от Radialia, из чего следует, что телобластический и энтероцельный способы образования мезодермы тоже могли возникнуть независимо друг от друга. В то же время авторы, принимающие монофилетическое происхождение Bilateria, приложили немало усилий, чтобы вывести телобластический способ образования мезодермы из энтероцельного или наоборот. Особенно широко распространена идея первичности энтероцельного способа, согласно которой вторичная полость тела возникла путем обособления гастральных карманов у Кишечнополостных. Эта идея возникла еще в прошлом веке и представлена в настоящее время несколькими вариантами так называемой архипеломатной теории. Так, по предположению Ремане (Remane, 1950), Bilateria произошли от Кишечнополостных с четырьмя гастральными карманами (рис. 116, А), которые перешли к ползанию на оральной стороне тела. При этом ротовое отверстие вытянулось в форме продольной щели и замкнулось в средней части; одновременно произошло отделение гастральных карманов, которые превратились в целомические мешки. Это привело к образованию трубкообразного сквозного кишечника с ротовым и анальным

рис. 116. Происхождение целома и метамерии (по: Ремане, 1950).

А, Б и В — развитие архиметамеров из гастральных карманов; Г и Д — редукция прото- и мезоцели и образование дейтометамеров; Е — образование тритометамеров из зоны роста. Стрелки показывают границу между дейто- и тритометамерами.



отверстием (рис. 116, Б). Один из целомических мешков оказался впереди от ротового отверстия, два — по бокам тела, а четвертый (задний) разделился в сагиттальной плоскости на правую и левую половину (рис. 116, В). Так возникли архиметамеры: непарный протоцель и парные мезо- и метацели, хорошо выраженные и лежащие в основе организации современных Нглокожих и Полухоловых.

С точки зрения Ремане, самыми примитивными Bilateria являются олигомерные формы (такие как Phoronida и Enteropneusta), от которых произошли, с одной стороны, Нглокожие и Хордовые, а с другой — полимерные Protostomia. У последних прото- и мезоцели редуцировались, а метацели подверглись вторичной метамеризации и дали группу вторичных сегментов — дейтометамеров (рис. 116, Г, Д); затем возникла зона роста, за счет которой развивается еще одна генерация сегментов — тритометамеры (рис. 116, Е-И; к вопросам метамерии мы еще вернемся позднее). Далее принимается, что первичный энтероцельный способ образования целома сменился у Protostomia телобластическим потому, что из-за детерминированного характера дробления зачатки метацели сконцентрировались в бластомере 4d. Таким образом, архипеломатная теория предполагает, что все Трехспойные животные изначально имели целом, и потому названия Bilateria и Coelomata являются синонимами. Отсутствие целома у Scolecida объясняется его вторичной редукцией.

Эта гипотеза имеет слишком умозрительный характер и не встречает поддержки со стороны физиологии и экологии; никаких следов метамерного целома в организации и развитии Scolecida мы не находим; и нет никаких оснований считать этих животных вторичноупрощенными организмами (см.: Иванов, Мамкаев, 1973). Гораздо более правдоподобны представления авторов, считающих самыми примитивными Билатериями Бескишечных турбеллярий (Hyma, 1951; Иванов, Мамкаев, 1973; Иванов, 1986), что мезодерма первоначально обособилась в виде аморфного зачатка.

Еще труднее представить себе возникновение энтероцельного способа образования мезодермы на основе телобластического. Тем не менее такая гипотеза была высказана Сальвини-Плавеном и Сплектной (Salvini-Plawen, Splechtna, 1979), хотя эти авторы и не считают телобластический способ образования мезодермы самым примитивным. По их представлению, переход от однослойной организации (монобластии) к двуслойной (дибластии) совершился еще у Rophia. При этом бластоцель заполнился клетками двух родов: экто-мезенхимой, которая попадает внутрь путем мультитерной иммиграции, и энтодермой, которая мигрирует с вегетативного полюса. У Cnidaria энтодерма эпителизировалась и стала развиваться путем инвагинации. На начальных стадиях эволюции Bilateria появляется мезодерма, которая сначала образуется путем выселения разрозненных клеток в области бластопора и смешивается с экто-мезенхимой; на этой стадии эволюции находятся Плоские черви и Немертины. Потом способность продуцировать мезодерму становится присущей лишь немногим клеткам, что приводит к возникновению телобластов и мезодермальных полосок.

Сначала мезодермальные полосы легко распадаются и смешиваются с эктомезенхимой, вместе с которой иногда они образуют полости целомического типа (Немертины, Моллюски), а затем (у Echiurida и Sipunculida) внутри мезодермальных полос образуются полости, ограниченные „чистой“ мезодермой. Завершают этот ряд Коньчатые черви, у которых мезодермальные полосы сегментируются и дают два ряда целомических мешков.

Исходной стадией эволюции Deuterostomia эти авторы считают формы, близкие к Photonida. У этих гипотетических животных телобласты входят в состав задней части кишки; за счет них впоследствии формируются две обширные целомические полости, а из глубокой части энтодермальной кишки выселяются клетки, дающие начало протоцеллю. Затем телобластический способ образования целома сменяется энтероцельным — плотные мезодермальные полосы, в которых лишь позднее появляются ряды целомических полостей, постепенно сменяются трубкообразными выпячиваниями стенки первичной кишки.

Эта схема тоже очень искусственна. Сальвини-Плавен и Сплекхтия изображают эволюцию как однолинейный процесс, хотя на самом деле (как это было ясно еще Геккелю) филогению можно представлять только в виде разветвленного дерева. Слабым положением этих авторов является также резкое противопоставление эктомезенхимы остальным зародышевым листкам, но наиболее уязвима та часть этой гипотезы, в которой речь идет о происхождении энтероцельного способа образования мезодермы от телобластического. Последний представляет собой высокоспециализированный онтогенетический механизм, возникновение которого связано с ранней и жесткой детерминацией бластомеров. Переход к энтероцелии означал бы резкое изменение не только морфологических картин, но и физиологии развития. Такого рода изменения в ходе онтогенеза не могут произойти без достаточно важных причин и обычно имеют в своей основе либо адаптацию к резко изменившимся условиям существования, либо рационализацию самого процесса развития. Однако никаких оснований считать, что выработка энтероцелии у Вторичноротых была связана с подобными причинами, у нас нет. К тому же у Форонид нет никаких следов телобластического образования мезодермы.

Третью точку зрения высказал Иванов (1986), который подошел к рассматриваемому вопросу с позиций теории Фагоцителлы. Соглашаясь с основными положениями этого автора, я позволю себе изложить их по-своему и проиллюстрировать собственной схемой (рис. 117). Исходную стадию эволюции Многоклеточных животных представляет организм, тело которого состояло из жгутикового кинобласта и аморфного фагоцитобласта (рис. 117, I). Из современных животных близкие отношения сохраняются только у Trichoplax, у которого кинобласт выполняет локомоторную функцию, играет роль покровной ткани и потому может быть приравнен к эпидермису других животных, а фагоцитобласт еще не дифференцирован на центральную пищеварительную часть и периферическую ткань внутренней среды (т. е. на органы, обычно развивающиеся из энто- и мезодермы).

По-видимому, на такой очень ранней стадии эволюции возникла филогенетическая ветвь, приведшая к Губкам, у которых сначала развиваются два зародышевых листка (зачаток фагоцитобласта называют у них энтодермой), а позднее, во время метаморфоза, происходит их извращение (рис. 117, II).

Другая филогенетическая ветвь привела к Книдариям, у которых фагоцитобласт очень рано эпителизируется и превращается в кишечник и потому соответствует энтодерме. Но у очень многих Книдарий на более поздних стадиях развития в мезоглее появляются мезенхимные клетки, выселяющиеся преимущественно из эпидермы (рис. 117, III). Эти клетки можно рассматривать как периферическую часть фагоцитобласта, т. е. зачаточную мезодерму, образование которой в онтогенезе запаздывает.

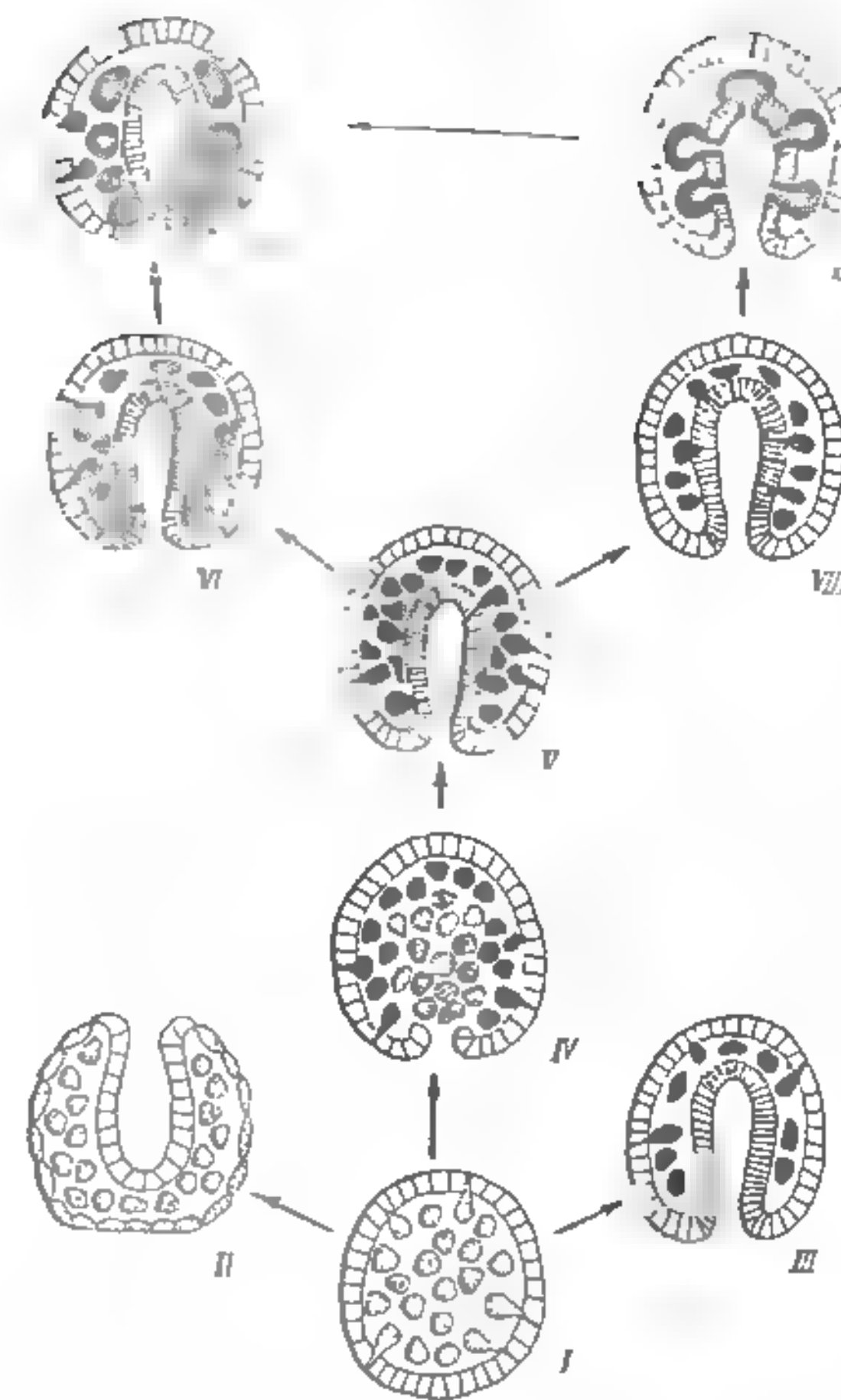


Рис. 117. Происхождение и эволюция мезодермы с точки зрения теории Фагоцителлы (схема).

I — обособление кинобласта и фагоцитобласта; II — у примитивных Роплега из кинобласта строится выстилка жгутиковых канальев, а из фагоцитобласта образуются покровный эпителий и клеточные элементы мезоглеи; III — у Сцидак основная часть фагоцитобласта рано эпителизируется и дает энтодерму, а его более поздно образующаяся часть дает мезенхиму; IV — у низших Bilateria фагоцитобласт остается аморфным и разделяется на центральную и периферическую часть (энто- и мезодерму); V — эпителизация энтодермы и обособление мезодермы путем выселения клеток из энто- и энтодермы; VI — в линии Protostomia зачаток энто-мезодермы концентрируется в двух мезодермальных телобластах; VII — в энто-мезодерме образуются целомические полости; VIII — другое направление эволюции: эпителизация всего фагоцитобласта и формирование архентерона, разделение энто- и мезодермы происходит путем выселения клеток из стенки архентерона; IX — мезодермальные элементы концентрируются в определенных частях архентерона и обособляются энтероцельным способом. Кинобласт (а позднее — эктодерма) на схеме оставлен белым, недифференцированный фагоцитобласт отмечен лунктиром, центральный фагоцитобласт (энтодерма) заштрихован, мезодермальные элементы зачернены.

Фагоцитобласт Бескишечных турбеллярий еще не имеет четкого деления на центральную и периферическую часть, поэтому его эмбриональный зачаток может быть назван мезентодермой. Формируется он за счет пары вегетативных макромеров, но очень вероятно, что у *Ascoela*, как и у других Турбеллярий, в образовании паренхимы участвует также эктомезодерма (рис. 117, IV). Однако из того, что у *Ascoela* сохранился первичный способ дифференциации зародышевых листков, не следует, что первичные Bilateria (Archibilateria) были сходны с ними и в других отношениях.

Далее следует гипотетическая стадия эволюции, которая, возможно, представлена у некоторых Турбеллярий и Немертин (рис. 117, V). На этой стадии уже имеется эпителизованный кишечник; соответственно в развитии различается энтодерма и мезодерма, причем последняя происходит из клеток, выделяющихся из общего зачатка с энтодермой и выселяющихся из наружного листка. У Немертин процесс образования эктомезодермы сильно растянут во времени, что, возможно, является примитивным признаком. У Поликладид, некоторых других Турбеллярий и Моллюсков тоже имеется экто- и энтомезодерма, причем последняя представлена двумя клетками, происходящими от бластомера 4d, но настоящих мезодермальных полосок у них не образуется, и эти первичные мезобласты еще не являются телобластами в полном смысле слова (рис. 117, VI). Возможно, что на предшествовавшей стадии эволюции энтомезодерма происходила от всех микромеров 4-го квартета, но позднее ее единственным источником стал бластомер 4d. Как уже отмечалось ранее (см. с. 122), это могло быть следствием раннего проявления билатеральной симметрии и более интенсивного роста в постеродорсальной части тела. Эктомезодерма развивается из клеток, относящихся ко 2-му и 3-му квартетам и непосредственно ограничивающих бластопор. Позднее экто- и энтомезодерма смешиваются, так что невозможно различить, какие зачатки развиваются из первой, а какие из второй.

У Целомических червей (*Echiurida*, *Sipunculida*, *Annelida*) участие экто- и энтомезодермы в органогенезе уже четко разграничено. Энтомезодерма представлена двумя настоящими телобластами, за счет которых развиваются две мезодермальные полоски. Телобластический способ формирования этих полосок является следствием интенсификации процессов роста на заднем конце тела. Внутри мезодермальных полосок схизоцельным способом развиваются целомические полости, которые могут быть сегментированными (рис. 117, VII) или оставаться неразделенными. Большая часть мезодермальных органов развивается из целомического эпителия, а эктомезодерма играет в развитии ограниченную роль — у Полихет из нее развиваются только мышцы и соединительная ткань головы.

От гипотетической V стадии берет начало и эволюционная линия, ведущая к Deuterostomia. Первый шаг в этом направлении сделали Форониды, у которых весь фагоцитобласт эпителизируется во время 1-й фазы гастрюляции, и пополнения его экто- и энтодермой не происходит, а способ обособления энтомезодермы не может быть отнесен ни к телобластическому, ни к энтероцельному типу, так как она образуется путем диффузного выселения клеток из разных частей архентерона (рис. 117, VIII). Возможно, такие отношения были уже присущи общим предкам *Tentaculata* и *Deuterostomia*. Из диффузного выселения мезодермальных клеток можно вывести энтероцельный способ образования мезодермы (рис. 117, IX) — подобно тому, как из иммиграции выводится инвагинация. Это тем более вероятно, что энтероцельный способ образования мезодермы наблюдается у некоторых Брахиирод — группы, близкородственной Форонидам.

В завершение этого обзора способов образования мезодермы следует сказать, что у высших представителей животного царства (как среди *Protostomia*, так и среди *Deuterostomia*), для которых характерно большое количество желтка и меробластический тип развития, на первый план выходят такие способы образования мезодер-

мы, как иммиграция клеток из бластопоральной области (из зародышевой полоски у Насекомых и из первичной полоски у Итиц) и деламинация (у Головоногих моллюсков, Скорпионов, Костистых рыб).

Течение гастрюляции нередко усложняется из-за того, что энтодерма подразделяется на кишечную и желточную части, которые обособляются независимо друг от друга и в разное время, а также из-за различных гетерохроний. Иногда еще до конца гастрюляции начинается органогенез. Так, у куриного зародыша к концу первых суток инкубации спереди уже образуются мозговые пузыри, сомиты и сердце, а сзади еще имеется гензеновский узелок и происходит наращивание гоговного отростка; некоторые провизорные органы Млекопитающих развиваются еще до начала гастрюляции.

Сособенностями гастрюляции в разных группах жнотных связана еще одна важная проблема — построение филогенетически обоснованной макросистемы Metazoa. Как известно, Гроббен (Grobben, 1908) разделил всех Bilateria на две большие группы — *Protostomia* и *Deuterostomia*. *Protostomia* (Первичноротые) характеризуются тем, что у них дефинитивный рот образуется на месте первичного, т. е. бластопора, а сам бластопор после образования эктодермальной передней кишки смещается вглубь тела. У *Deuterostomia* на месте бластопора сходным образом возникает анус. Позднее характеристика этих двух групп животных пополнилась новыми признаками. Так, Хайман (Huxley, 1951) отмечает, что у *Protostomia* дробление относится к детерминированному типу, мезодерма образуется путем влотногo вращаия (т. е. телобластическим способом), а личинка относится к трохоформному типу. В отличие от них у *Deuterostomia* дробление недетерминированное, мезодерма образуется энтероцельным способом, личинка относится к типу дилеврулы. Эти различия можно уточнить и дополнить. Так, дробление примитивных Первичноротых тяготеет к спиральному типу, гастрюляция начинается на стадии бластомерной бластулы, а примитивные Вторичноротые имеют радиальное дробление, которое завершается формированием эпителиальной бластулы, из-за чего гастрюляция чаще всего совершается путем инвагинации. Существует еще одно обстоятельство, на которое до сих пор не обращали внимания, — у высших представителей обеих групп (*Arthropoda* и *Vertebrata*) яйца содержат много желтка, развитие протекает по меробластическому типу, и формирующийся зародыш расположен на поверхности желтка, но при этом у *Protostomia* он обращен наружу своей брюшной стороной, а у *Deuterostomia* — спинной. Эти различия объясняются тем, что меробластический тип развития выработался в этих группах на основе разных типов дробления — поверхностного и дискоидального, причем у Членистоногих зародышевая полоска формируется на вегетативном полюсе в результате стягивания к нему клеток бластодермы, а зародышевый диск Позвоночных развивается на анимальном полюсе.

Proto- и *Deuterostomia* отличаются также по ряду анатомических, гистологических и биохимических признаков (см.: Федотов, 1966). Особенно бросается в глаза тот факт, что у Первичноротых главные нервные стволы располагаются на брюшной стороне, а нервная трубка Вторичноротых (сохранивших первичный билатерально-симметричный план строения) располагается на спинной стороне; соответственно эти две группы называют также *Gastroneuralia* и *Notoneuralia*.

Однако мы уже имели возможность убедиться в том, что далеко не каждый тип животных обладает полным набором признаков, определяющих его принадлежность к *Proto-* или *Deuterostomia*. Могут отсутствовать даже целые комплексы признаков, а у некоторых особенно специализированных животных (например, *Cestoda*) не сохранился ни один из них. Тем не менее нет оснований сомневаться в том, что речь идет о двух крупных, рано разошедшихся филогенетических ветвях, хотя и остается спорным вопрос, на каком уровне эволюционного древа произошла эта дивергенция. Сам

Гроббен полагал, что группы разошлись сразу после появления первых *Bilateria*, по мнению некоторых других авторов, это произошло позднее и *Deuterostomia* отделилась от основного протостомного ствола на уровне *Scolecida* (Franz, 1924; Ливанов, 1955; Иванов, 1976). Основанием для такого представления послужило то обстоятельство, что существует несколько типов (*Tentaculata*, *Pogonophora*, *Chaetognatha*), в организации которых сочетаются признаки Первично- и Вторичноротых, так что их приходится считать самостоятельными ветвями, отделившимися на том же уровне, что и *Deuterostomia*.

С точки зрения эмбриолога, представляет интерес вопрос, как могли возникнуть различия в судьбе бластопора, на которых основано деление *Bilateria* на Первично- и Вторичноротых. Этот вопрос будет рассмотрен в VII главе.

Глава V ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ

Хотя основное содержание эмбрионального развития составляет формирование организма, уже подготовленного к самостоятельному существованию, этот процесс не всегда бывает прямолинейным и у зародыша нередко возникают временные морфологические структуры адаптивного характера. Такие эмбриональные адаптации направлены в основном на выполнение двух биологических задач — защиты зародыша от неблагоприятных внешних воздействий и обеспечение его необходимым питанием, кислородом и т. д., причем адаптации обоого рода часто переплетаются.

Защиту зародыша от неблагоприятных факторов внешней среды выполняют прежде всего яйцевые оболочки, а также различные формы заботы о потомстве (включая живорождение), но иногда из клеточного материала самого зародыша возникают дополнительные оболочки, которые в отличие от яйцевых называются эмбриональными.

Питание зародыша обычно происходит за счет желтка, который содержится в яйце с самого начала. Если желтка особенно много, часть энтодермальных клеток берет на себя специальную функцию вителлофагов. У видов с дискоидальным дроблением часто образуется провизорный орган — желточный мешок. Стенки желточного мешка состоят из внезародышевой энтодермы, поверх которой иногда располагается слой мезодермы и эктодермы. В мезодерме желточного мешка часто развиваются кровеносные сосуды, по которым продукты переработки желтка доставляются в тело зародыша. У Головоногих моллюсков из мезодермы развиваются также мышечные клетки, сокращения которых способствуют циркуляции крови, а в конце развития перегоняют уменьшившуюся массу желтка внутрь зародыша (Portmann, 1926; Portmann, Bidder, 1928; Boletzki, 1975).

Более разнообразны приспособления, служащие для усвоения питательных материалов, расположенных вне зародыша. У Дождевых червей и некоторых Пиявок жидкость яйцевого кокона содержит питательные вещества и всасывается зародышем с помощью снабженной ресничками провизорной глотки. Благодаря такому экстраэмбриональному питанию объем зародыша сильно увеличивается. В конце эмбрионального развития провизорная глотка, а также сильно растянутая провизорная эктодерма редуцируются. Таких активно питающихся зародышей Шмидт (1951, 1958) называет несвободными, или инкапсулированными, личинками. Сходным образом питается „желточная личинка” *Tricladida*, которая заглатывает заключенные в яйцевом коконе желточные клетки. Различные приспособления для питания зародышей других Плоских червей с эктолецитальными яйцами уже рассмотрены выше.

У многих Брюхоногих моллюсков наблюдается явление адельфофагии, которое состоит в том, что часть заключенных в кладке зародышей рано останавливаются

в развитии (что предположительно объясняется присутствием летальных генов, — Sluiger, 1951) и поддаются нормальным зародышам. У *Vissipin*, *Murex* и *Nusella* они заглываются целиком, а у *Bursa* зародыши, достигшие в кладке стадии велигера, сообщают при помощи ресничного аппарата абортивным яйцам вращательное движение, в результате которого поверхность яиц разрушается и освобождаются желточные пластинки, поглощаемые зародышем (Eioropi, 1966). Адельфофагия наблюдается также у некоторых Полихет из сем. Spionidae (Hannerz, 1956), у Немертины *Lineus ruber* (Шмидт, 1958) и некоторых Рыб (Berlin, 1958a). Если для питания зародышей используются яйца, еще не начавшие развитие, это обозначается как оофагия.

Зародыш получает дополнительное питание извне также при истинном живорождении. В наиболее специализированных случаях для восприятия питательных веществ развивается особый орган — плацента, которая обеспечивает тесную физиологическую связь между матерью и зародышем. В состав плаценты обычно входят ткани обоих этих организмов, и соответственно в ней различаются зародышевая (фетальная) и материнская части. Некоторое авторы настоящей плацентой считают только аллятоидальную плаценту Млекопитающих, а прочие структуры такого рода называют пароплацентой, или псевдоплацентой, что едва ли оправдано.

Истинное живорождение встречается у Мшанок (Braem, 1897; Borg, 1926) и у многих Членистоногих — Onychophora (Pflügfelder, 1948), Скорпионов (Pawlovsky, 1925; Mathew, 1960), Псевдоскорпионов (Weygoldt, 1964, 1965, 1968), многих Насекомых (см.: Nagan, 1951) и Хордовых (см. ниже). Интересные адаптации возникают также при некоторых формах эмбрионального паразитизма. Один из таких примеров дает *Polypodium hydiforme* (Hydrozoa), жизненный цикл которого изучен Пилиным (1911) и Райковой (1980, 1985, 1987). *Polypodium* — одиночный неприкрепленный полип, который может ползать с помощью щупалец (рис. 64); медузоидной фазы у него нет. Он производит своеобразные двуядерные половые клетки, которые неизвестным образом попадают в молодые ооциты Осетровых рыб еще до начала желткообразования. На этой стадии развития *Polypodium* одно из ядер приблизительно в 50 раз крупнее другого (рис. 64, А). Затем меньшее ядро вместе с частью цитоплазмы обособляется в виде маленькой клетки, заключенной внутри другой клетки с большим ядром. Как показывает дальнейшее развитие, именно внутренняя клетка является яйцом; она имеет самые маленькие известные для яиц размеры (4–6 мкм в диаметре) и, по-видимому, остается неоплодотворенной (количество ДНК в ней близко к гаплоидному, когда восстанавливается диплоидность — неизвестно). Наружная клетка образует вокруг зародыша капсулу, она трактуется как гипертрофированное редуцированное тело.

Зараженный ооцит хозяина продолжает расти, одновременно происходит и рост паразита. Цитологические особенности капсулы дают основания предполагать, что она играет роль трофической оболочки — фагоцитирует гранулы окружающего ее желтка, поглощает липиды и полисахариды. Затем продукты переработки этих материалов передаются путем экзоцитоза в полость капсулы и усваиваются зародышем. По аналогии с некоторыми паразитическими Перепончатокрылыми, у которых формируется сходная эмбриональная оболочка, Райкова (1980) называет эту капсулу трофамнионом.

Пробливание исходной эмбриональной клетки завершается образованием морулы, после чего путем деламинации образуются зародышевые листки. Последние с самого начала извращены — эктодерма располагается внутри, а энтодерма снаружи, что облегчает восприятие ею питательных веществ. Внутри зародыша возникает полость. Такой планулообразный зародыш вытягивается и превращается в закрученный столон, на котором появляется несколько десятков вздутий (рис. 64, Д). Из этих вздутий развиваются вывернутые наизнанку полипы, у которых щупальца торчат внутрь. Накануне нереста капсула исчезает, столон разрывается, и происходит выворачива-

ние полипов налицо. После нкреметании полипы выходят из икринок и начинают вести свободный образ жизни.

В жизненном цикле *Polypodium* много своеобразных и все еще не вполне выясненных особенностей; прямым следствием адаптации к паразитизму является временное извращение зародышевых листков и формирование трофической оболочки.

Эмбриональные адаптации Насекомых

Эмбриональные оболочки

У Насекомых, как правило, развиваются две эмбриональные оболочки, возникновение которых связывают с развитием яиц в наземных условиях. Среди более примитивных Первичнобескрылых насекомых (подкласс Apteriygota) в отрядах Collembola и Diplura эмбриональных оболочек еще нет, а у Thysanura и всех Крылатых насекомых (Pterygota) они уже имеются. В простейшем случае — у Thysanura — зародышевая полоска погружается в желток, а окружающая ее внезародышевая бластодерма смыкается над ней в форме кольцевой складки. Это приводит к образованию амниотической полости, которая сохраняет отверстие наружу — амниопор. Часть внезародышевой бластодермы, ограничивающая амниотическую полость, называется амнионом, а та ее часть, которая остается на поверхности, — серозой. Прodelав значительную часть своего развития в погруженном состоянии, выросший зародыш снова выходит на поверхность желтка и постепенно обрастает его спинными боковыми стенками. Эти перемещения зародыша называются бластокинезом; в нем различаются две фазы: фаза погружения в желток (анатрепсис) и фаза выхода из желтка (кататрепсис).

Сложнее протекает бластокинез у Стрекоз (рис. 118). Задний конец еще небольшой зародышевой полоски погружается в желток, загибается и начинает двигаться к переднему концу яйца. Постепенно все большая часть зародышевой полоски уходит внутрь. К концу анатрепсиса вся зародышевая полоска оказывается погруженной и перевернутой — ее каудальный конец лежит у переднего конца яйца, а головной — у заднего конца (рис. 118, Д). Амниопор, расположенный близ головы зародыша, загибается, но на его месте между амнионом и серозой сохраняется контакт. Перед началом кататрепсиса в этом месте обе оболочки разрываются, после чего зародышевая полоска начинает выходить на поверхность головой вперед (рис. 118, Е), а остатки эмбриональных оболочек стягиваются к переднему концу и резорбируются. В конце бластокинеза вся зародышевая полоска снова лежит на брюшной стороне яйца в своем первоначальном положении, но теперь она имеет большие размеры и начинает обрастать желток; ее боковые края смыкаются на спинной стороне, а весь желток оказывается внутри. У Термитов и некоторых других Насекомых во время бластокинеза зародыш проделывает еще дополнительный поворот вокруг своей продольной оси, а у Бабочек погруженный зародыш закручивается спирально.

У Насекомых с полным превращением (Holometabola) наблюдается тенденция к упрощению процессов бластокинеза и редукции эмбриональных оболочек, причины которой остаются неясными; зародышевая полоска сохраняет поверхностное положение (бластокинез сводится к ее удлинению и укорочению), а эмбриональные оболочки формируются из нарастающих на нее амниотических складок. У многих Перепончатокрылых края внезародышевой бластодермы отделяются от зародышевой полоски и нарастают на нее, не образуя складки, в результате чего возникает только одна эмбриональная оболочка — сероза. У *Dacus* и некоторых других Мух эмбриональные оболочки вообще отсутствуют: бластодерма дифференцируется на толстую эмбриональную и тонкую экстраэмбриональную части, причем последняя играет роль провизорного покровного эпителия спины, который позднее вытесняется definitivoй гиподермой и дегенерирует (Anderson, 1962).

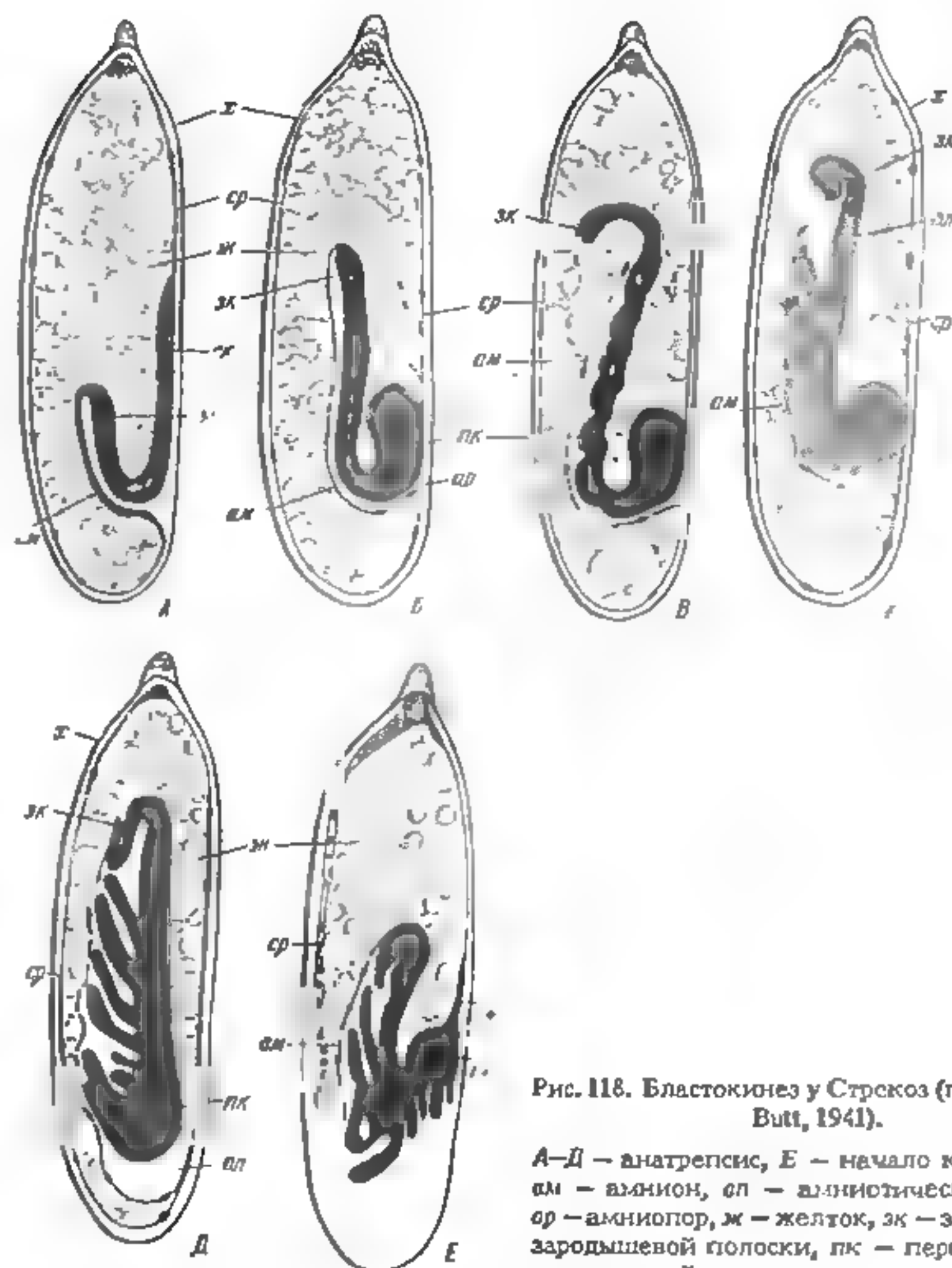


Рис. 118. Блaстoкинeз у Стpeкoз (пo: Johalzen, Butt, 1941).

А—Д — анатрепсис, Е — начало кататрепсиса. ам — амнион, ап — амниотическая полость, ар — амниопор, ж — желток, зк — задний конец зародышевой полоски, пк — передний конец зародышевой полоски, ср — сероза, х — хорин.

Относительно биологического смысла бластокинеза и функций эмбриональных оболочек высказывались различные предположения (см.: Иванова-Казас, 1981a). По-видимому, ближе всего к истине те авторы, которые приписывают эмбриональным оболочкам защитное значение и связывают их возникновение с переходом к наземному образу жизни. В частности, оболочки защищают зародыш от колебаний влажности во внешней среде, причем заполненная жидкостью амниотическая полость играет роль буфера (Гиляров, 1970). Кроме того, у многих Насекомых сероза выделяет на своей поверхности кутикулу, которая дает дополнительную защиту от высыхания. У многих живородящих и паразитических Насекомых эмбриональные оболочки приобрели новые функции, которые будут рассмотрены ниже.

Если рассматривать эту проблему в эволюционном аспекте, то можно предположить, что первичным способом защиты зародыша от высыхания было погружение его в толщу желтка, а эмбриональные оболочки возникли как „побочный продукт” этого процесса. Позднее защитная функция перешла к самим оболочкам, а бластогенетические движения стали ослабевать. Причины редукции эмбриональных оболочек у некоторых Перепончатокрылых и Мух еще нуждаются в выяснении.

Сходные эмбриональные оболочки (амнион и сероза) образуются у многих Скорпионов. Все Скорпионы живородящи, но в большинстве случаев эти оболочки не участвуют в питании зародыша, из чего можно заключить, что они возникли еще у яйцекладущих предков Скорпионов, развитие которых протекало в наземных условиях.

Адаптации к живорождению

Подавляющее большинство Насекомых — яйцекладущие животные, но в этом обширном классе имеется немало и живородящих видов. Хаган (Hagan, 1951) различает у Насекомых следующие формы живорождения.

1) Яйцезиворождение, при котором зародыши просто вынашиваются в половых путях матери, не получая от нее дополнительного питания, и освобождаются от яйцевых оболочек перед самым рождением. По мнению Гилярова (1970), главное значение яйцезиворождения тоже состоит в защите от высыхания. Но яйцезиворождение послужило подготовительной ступенью для выработки более специализированных форм живорождения.

2) Адентрофическое живорождение, при котором зародыши развиваются за счет желтка, а личинки задерживаются в половых путях матери и питаются их выделениями. Эта форма живорождения наблюдается у некоторых Мух.

3) Гемоцельное живорождение, которое характеризуется тем, что зародыши, а иногда и личинки, развиваются в полости тела (гемоцеле) матери.

4) Плацентарное (или псевдоплацентарное) живорождение, при котором возникают специальные органы, с помощью которых происходит питание зародыша. В образовании этих органов участвуют ткани матери и зародыша или только одного из них. С точки зрения эмбриональных адаптаций главный интерес представляют последние две формы живорождения.

Гемоцельное живорождение встречается у Двукрылых из сем. Cecidomyiidae (*Miastor*, *Heteropeza*, — см.: Nikolei, 1961, и др.) и в отряде Strepsiptera. У Цецидомиид живорождение сочетается с педогенезом, т. е. с партеногенетическим размножением на незрелой стадии развития. У личинки *Miastor metraloas* (по: Kahle, 1908) яичник распадается на 32 фолликулы, которые вместе с питающими клетками и закончившим рост ооцитом имеют размеры 100–125 × 55–80 мкм; еще меньшие размеры имеют зрелые фолликулы у *Heteropeza rugosa* — 80–115 × 35–70 мкм (по: Иванова-Казас, 1964a). В ооците содержится лишь небольшое количество жировых включений, белковый желток и углеводы практически отсутствуют. Яйцевой оболочки тоже нет, ее роль выполняет фолликулярный эпителий. Ооциты прорывают только одно деление созревания и, оставаясь в гемоцеле материнской личинки, приступают к дроблению. Несмотря на небольшие размеры яиц, дробление протекает по поверхностному типу, обычным образом развивается бластодерма, зародышевая полоска, амнион и сероза. Но еще во время дробления зародыш начинает увеличиваться в объеме. К концу эмбрионального развития зародыш *Heteropeza* достигает длины в 1–2 мм и ширины 150–200 мкм. При этом в теле зародыша увеличивается содержание жира и начинается накопление гликогена. Основными местами накопления запасных питательных веществ становятся центральная часть зародыша (место, где у других Насекомых находится желточный синцитий) и клетки серозы, которые сильно гипертрофируются. Последнее дает основания полагать, что сероза активно участвует в усвоении и передаче питательных веществ из гемолимфы личинки-матери зародышу.

Еще до того как дочерние личинки выйдут из фолликулярной оболочки, происходит гибель материнской личинки и разрушение ее тканей, что, очевидно, является следствием жизнедеятельности зародышей. Это сближает гемоцельное живорождение с эмбриональным паразитизмом Перепончатокрылых — зародыши Цецидомиид ведут

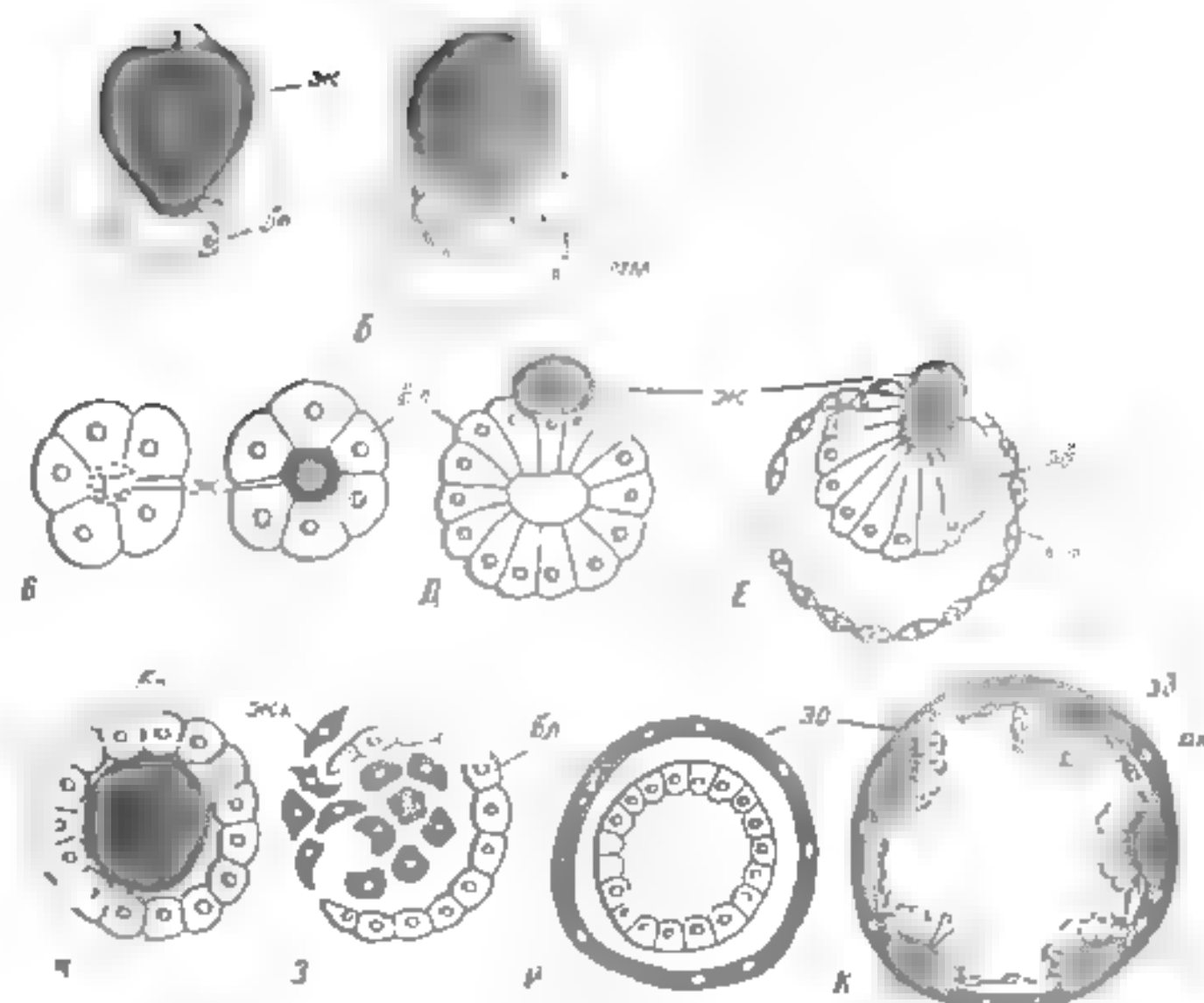


Рис. 119. Развитие Веерокрылых (схема, составленная по данным: Hoffmann, 1914; Noskiewicz, Poluczynski, 1927, 1935).

А, Б — *Xenos bohlsi*; В–Е — *Stylops*; Ж–К — *Halictoxenos simplicis*. ам — амнион, бл — бластодерма, ж — желток, жк — желточные клетки, зб — зародышевый диск, зо — эмбриональная оболочка.

себя как полостные паразиты. Почерные личинки выходят из олуствевшей хитиновой шкурки матери, а через некоторое время в них начинается развитие следующего поколения.

Гемоцельное живорождение у Веерокрылых (Strepsiptera) изучено недостаточно, но все же у них обнаружены интересные и заслуживающие упоминания отклонения от обычного для Насекомых хода развития. У *Xenos bohlsi* (по: Hoffmann, 1914) яйца содержат довольно много желтка. Они проходят стадию внутрижелточного дробления, после чего образуется бластодерма, которая не покрывает всю поверхность желтка, а образует только клеточный колпачок на вегетативном полюсе (рис. 119, А); 3–4 ядра остаются в желтке. Края колпачка заворачиваются и образуют оболочку, сходную с амнионом (рис. 119, Б), а клетки, сидящие на желтке, образуют зародышевую полосу. Зародышевая полоска удлиняется и сегментируется; последующее развитие протекает обычным образом.

У *Stylops* sp. (по: Noskiewicz, Poluczynski, 1927) желтка в яйцах мало и дробление почти полное, так как клеточные границы появляются очень рано. Желток попадает в одну из клеток, которая занимает центральное положение (рис. 119, В, Г); позднее количество ядер в этой клетке увеличивается, т. е. образуется желточный синцитий. Затем этот многоядерный желточный комок выталкивается на поверхность зародыша, а остальные бластомеры образуют полый клеточный шар, в котором клетки, соприкасающиеся с желтком, становятся более высокими и соответствуют зародышевой полоске, а остальные клетки образуют амнион (рис. 119, Д, Е).

Третий вариант развития наблюдается у *Halictoxenos simplicis* (рис. 119, Ж–К). На самой ранней стадии, описанной Носкевичем и Пояужинским (Noskiewicz, Poluczynski, 1935), различается центральная цитоплазматическая масса, соответствующая желтку, и периферический слой клеток бластодермы. В центральной цитоплазме сначала содержится одно ядро, потом количество ядер увеличивается, и она распадается на

отдельные клетки. Эти „желточные“ клетки через разрыв в бластодерме выходят наружу и образуют замкнутую оболочку, которую авторы называют трофамнионом. Это название указывает на предполагаемую трофическую функцию этой оболочки, но к амниону она никакого отношения не имеет, так как формируется за счет клеток, соответствующих желточному синцитию. Ядра трофамниона образуют несколько скоплений, подне которых бластодерма утолщается и начинается развитие зародышевых полосок, число которых приближается к 50. Таким образом, у *Halictoxenos* наблюдается полиэмбриония. В промежутках между зародышами бластодерма истончается, эта ее часть соответствует, по-видимому, амниону. Учитывая особенности развития *Xenos* и *Stylops*, можно предположить, что развитие многих зародышей у *Halictoxenos* индуцируется утолщениями трофамниона. Затем внезародышевая бластодерма врастает между зародышами, изолируя их друг от друга, и все образование (попигерм) распадается на части, состоящие каждая из одного зародыша, амниона и трофамниона. Если трофическая оболочка *Halictoxenos* есть производное желточного синцития (т. е. энтодермы), то здесь мы снова встречаемся с извращением зародышевых листков, обусловленным тем, что питательные материалы содержатся не внутри зародыша, а вне его.

Плацентарное живорождение встречается в отрядах Blattodea, Psocoptera, Homoptera и Heteroptera. У *Archipsocus fernandi* яйца очень мелкие (58 × 37 мкм) и не содержат желтка; сероза срастается с одной стороны со стенкой яичника, а с другой — со спинной стороной зародыша, которая соответствует желточному синцитию и, таким образом, является посредником между зародышем и матерью (Fernando, 1934b).

У клопов *Arctomorphia ugnalis* (по: Buchner, 1957) яйца имеют всего 40 мкм в диаметре и лишены хориона. После 2 делений дробления яйцо принимает удлиненную форму, а ядра располагаются в нем продольным рядом (рис. 120). После 3-го деления на концах зародыша обособляются два ядра будущей бластодермы, а остальные ядра относятся к желточному синцитию. На стадии 16 ядер дробления 12 из них являются вителлофагами и больше не делятся, из четырех клеток бластодермы 3 становятся очень крупными и тоже перестают делиться — это зачаток эмбриональной оболочки (серозы), и только 16-я клетка продолжает делиться. Из нее образуется сферическая группа клеток („розетка“), которая затем сплющивается в форме двуслойной пластинки, один слой которой дает зародышевую полосу, а другой — амнион. Сероза, клетки которой достигают очень крупных размеров и сильно вакуолизируются, тесно прижимается к фолликулярному эпителию, который утолщается и приобретает железистый характер. Роль плаценты у *Arctomorphia* играют сероза и фолликулярный эпителий.

У клопа *Hesperoctenes fumarius* на начальных стадиях эмбриогенеза трофическую функцию тоже выполняет сероза, но позднее амнион и сероза разрушаются и появляется новая трофическая оболочка, которая развивается из гипертрофированных лейроподий (1-й пары брюшных конечностей). Материнская часть плаценты представлена у *Hesperoctenes* сначала фолликулярным эпителием, потом стенкой яйцевода (Hagan, 1931). Участие модифицированных конечностей в питании зародыша описано также у живородящего Таракана *Diploptera dytiscoides* (Hagan, 1931).

Как можно видеть, у Насекомых с гемоцельным и плацентарным живорождением наблюдаются общие тенденции к уменьшению размеров яиц, редукции желтка и исчезновению хориона. В тех случаях, когда формируются плацентарные структуры, в их образовании со стороны зародыша чаще всего участвует сероза, хотя трофическую роль могут выполнять и другие органы.

В каждом из упомянутых отрядов Насекомых (кроме Strepsiptera) живородящие виды составляют исключение, а не правило, из чего следует, что и зародилось живорождение в разных классах независимо.

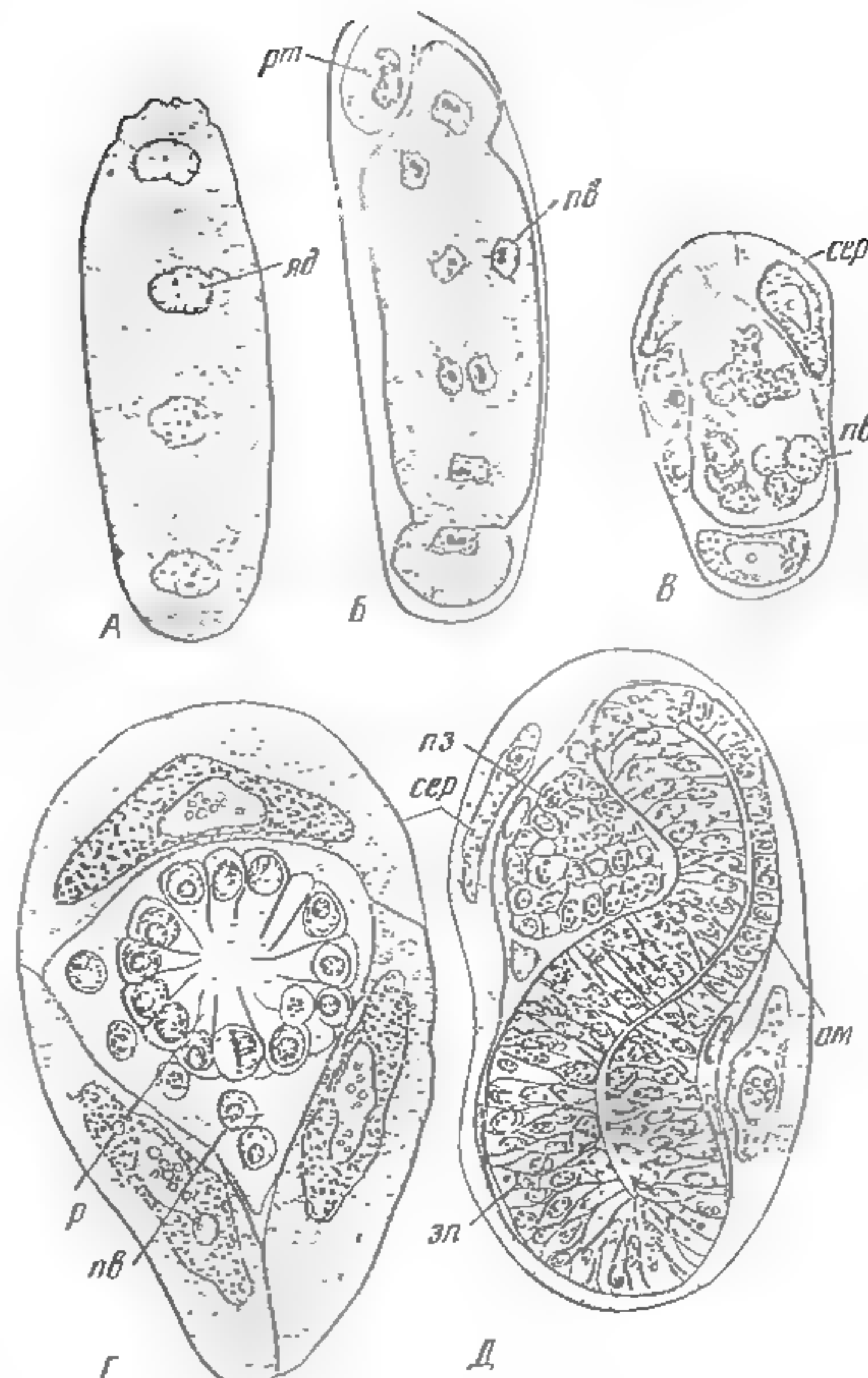


Рис. 120. Ранние стадии развития *Ariotropha urticae* (по: Ниспег, 1957).

А и Б — стадии 4 и 8 бластомеров, В — обособление серозы, Г — стадия „розетки“, Д — стадия зародышевой полоски, ам — амнион, зп — зародышевая полоска, пв — первичный вителлофаг, пз — половой зачаток, р — „розетка“, рт — редуцирующее тело, сер — сероза, яд — ядро дробления.

У зародышей некоторых Перепончатокрылых, которые откладывают свои яйца в яйца и в тело других Насекомых (для простоты мы будем называть их Наездниками, хотя обычно это название применяется только к некоторым семействам), возникли эмбриональные адаптации, сходные с таковыми при живорождении. Это сходство не случайно, так как в обоих случаях роль внешней среды для зародыша играет другой организм. Еще Фаусек (1913) определил живорождение как „частный случай паразитизма, временный паразитизм в пределах одного вида каждого последующего поколения на предыдущем“ (с. 37). Конечно, между этими явлениями имеются и принципиальные различия. Живорождение — биологическое приспособление, очень выгодное для существования вида, и потому эволюция направлена на то, чтобы сделать отношения между матерью и зародышем более тесными и гармоничными, при паразитизме же между представителями двух видов устанавливаются антагонистические и довольно сложные отношения. У хозяина вырабатываются защитные реакции, направленные на то, чтобы уничтожить или хотя бы изолировать паразита (образование плотной соединительнотканной капсулы), а паразит должен нейтрализовать эту реакцию; в то же время он „заинтересован“ в том, чтобы хозяин оставался живым и продолжал активно питаться достаточно долго, чтобы эмбрионы и личинки паразита успели развиться до стадии куколки. Многие Наездники успешно справились с этими задачами, и их зародыши оказались в таких же благоприятных условиях, как зародыши живородящих видов. Как возник и эволюционировал паразитизм у Перепончатокрылых, подробно рассматривается в монографии Малышева (1959), а эмбриональные адаптации Наездников — в ряде моих работ (Иванова-Казас, 1948а, 1954а, 1960а, 1961). Поэтому здесь можно ограничиться рассмотрением нескольких наиболее ярких примеров.

Яйцевая оболочка (хорион) у Наездников обычно развита слабо и рано сбрасывается. Размеры яиц и содержание в них желтка сильно редуцированы. Самые мелкие яйца отмечены у *Macrocentrus gifuensis* (80–120 × 28–56 мкм, — по: Parker, 1931), *Aphidius fabarum* (86 × 36 мкм, — по: Иванова-Казас, 1954б), *Copidosoma gelechiae* (40–50 × 30–35 мкм, — по: Lieby, 1922) и *Ageniaspis fuscicollis* (25 × 25 мкм, — по: Martin, 1914). При этом у *Aphidius* наблюдается переходный тип дробления от неполного к полному — яйцо разделяется на клетки после 3-го деления идер, а у *Macrocentrus*, *Ageniaspis* и *Copidosoma* дробление с самого начала полное.

Из-за уменьшения количества желтка у Наездников происходит и редукция желточной системы. У видов с поверхностным дроблением часть ядер остается в центральной части зародыша. У *Angitia vestigialis* они образуют желточный синцитий, хотя часто желтка занимают вакуоли, а у *Prestwichia aquatica* они дегенерируют (Иванова-Казас, 1950, 1960б, 1961); при полном дроблении желточные ядра не образуются.

Особенно интересные изменения происходят в эмбриональных оболочках. У примитивных растительноядных Перепончатокрылых — Пилильщиков формируются, как обычно, амниотические складки и две эмбриональные оболочки, но амнион вскоре редуцируется. У Жалюзиков (Пчел, Муравьев) образуется только сероза.

Только одна эмбриональная оболочка имеется и у большинства Наездников. Эта оболочка не препятствует проникновению питательных веществ из тела хозяина, о чем свидетельствует увеличение объема зародыша по сравнению с исходным объемом яйца в десятки, сотни и даже тысячи раз. Есть основания считать, что у многих видов эта оболочка играет активную роль в питании зародыша паразита, почему ее называют трофамионом (хотя на самом деле это видоизмененная сероза). Биологические преимущества более раннего начала выполнения трофамионом его функций послужили причиной возникновения прогрессирующей гетерохронии — тенденции к все более раннему обособлению этой оболочки; параллельно изменяется и сам

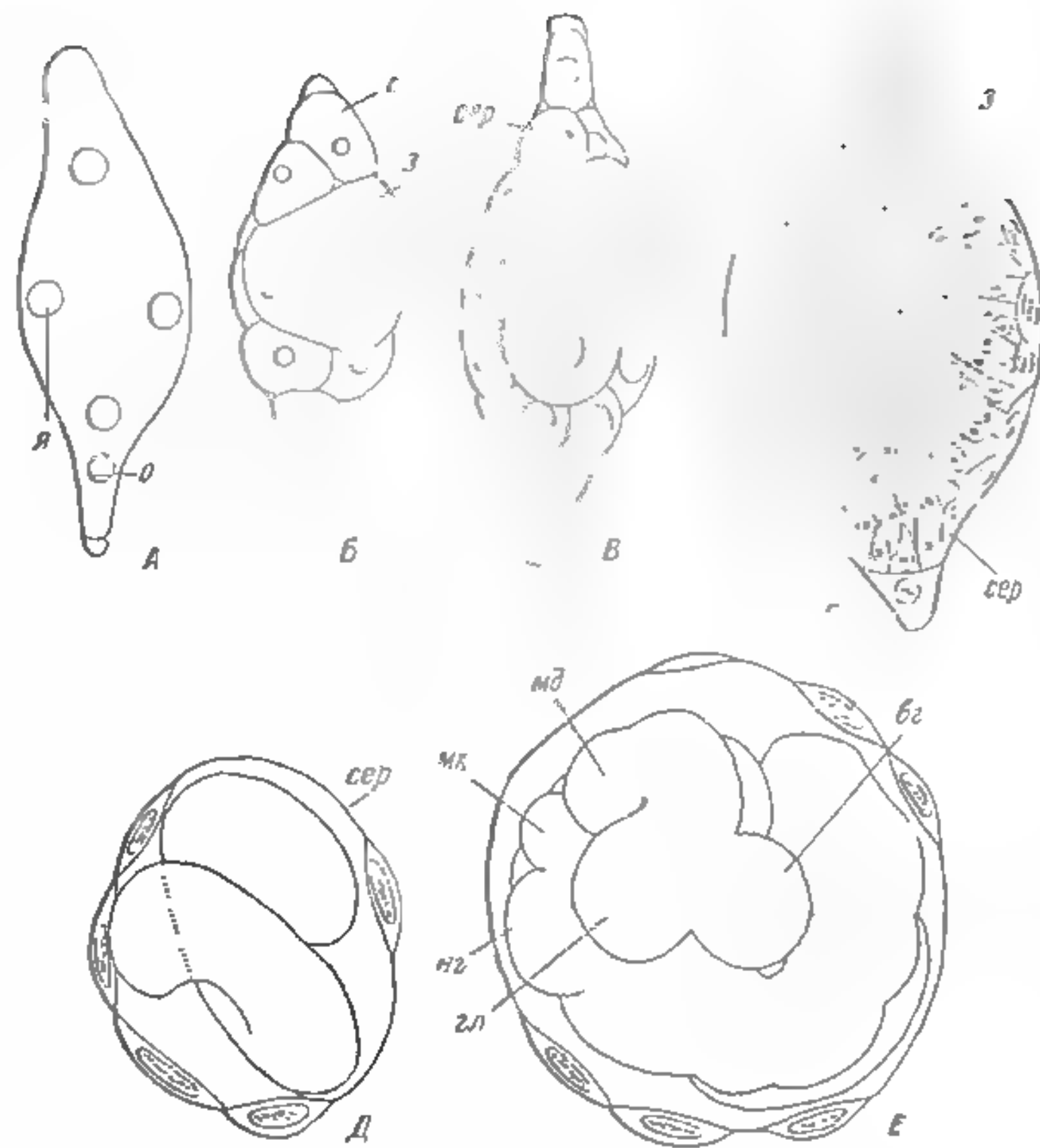


Рис. 121. Развитие *Aphidius fabarum* (по: Иванова-Казас, 1956).

А — стадия 4 ядер, Б — стадия 8 бластомеров, В — более поздняя стадия дробления, Г — формирование оболочки, Д — червеобразный зародыш, Е — сегментированный зародыш. вз — верхняя губа, гл — головная лопасть, з — зародыш, мд — мандибулярный сегмент, мк — максиллярный сегмент, лс — нижнегубной сегмент, о — оосомы, сер — сероза, я — ядра дробления.

способ ее формирования. У паразитирующего в Тлях *Ephedrus plagiator* и некоторых других Наездников обособление серозы происходит путем деламинации бластодермы, а у *Aphidius fabarum* на 8-клеточной стадии один бластомер представляет собой зачаток самого зародыша, а остальные 7 — зачаток серозы (рис. 121; Иванова-Казас, 1956). При неполном дроблении *Synopeus rhanis* на 4-ядерной стадии одно ядро обособляется как „зародышевая клетка“, а остальная цитоплазма с тремя ядрами становится зачатком оболочки (рис. 122); сходный процесс происходит у *Inostemma pilicola* на стадии 2 ядер дробления (Marchal, 1906).

Резкие изменения в способе образования трофамниона наблюдаются у многих Елсугиде и Platygasteridae. У *Litomastix floridana* (по: Patterson, 1921) при 1-м делении цитоплазма яйца разделяется на два бластомера и третью самую объемистую часть, в которой лежат редуцированные ядра; именно из этой части и развивается трофамнион. А у *Agentiaspis fuscicollis* еще до начала дробления ядро яйца с примыкающей к нему частью цитоплазмы обособляется в виде клетки, лежащей внутри трофамниона

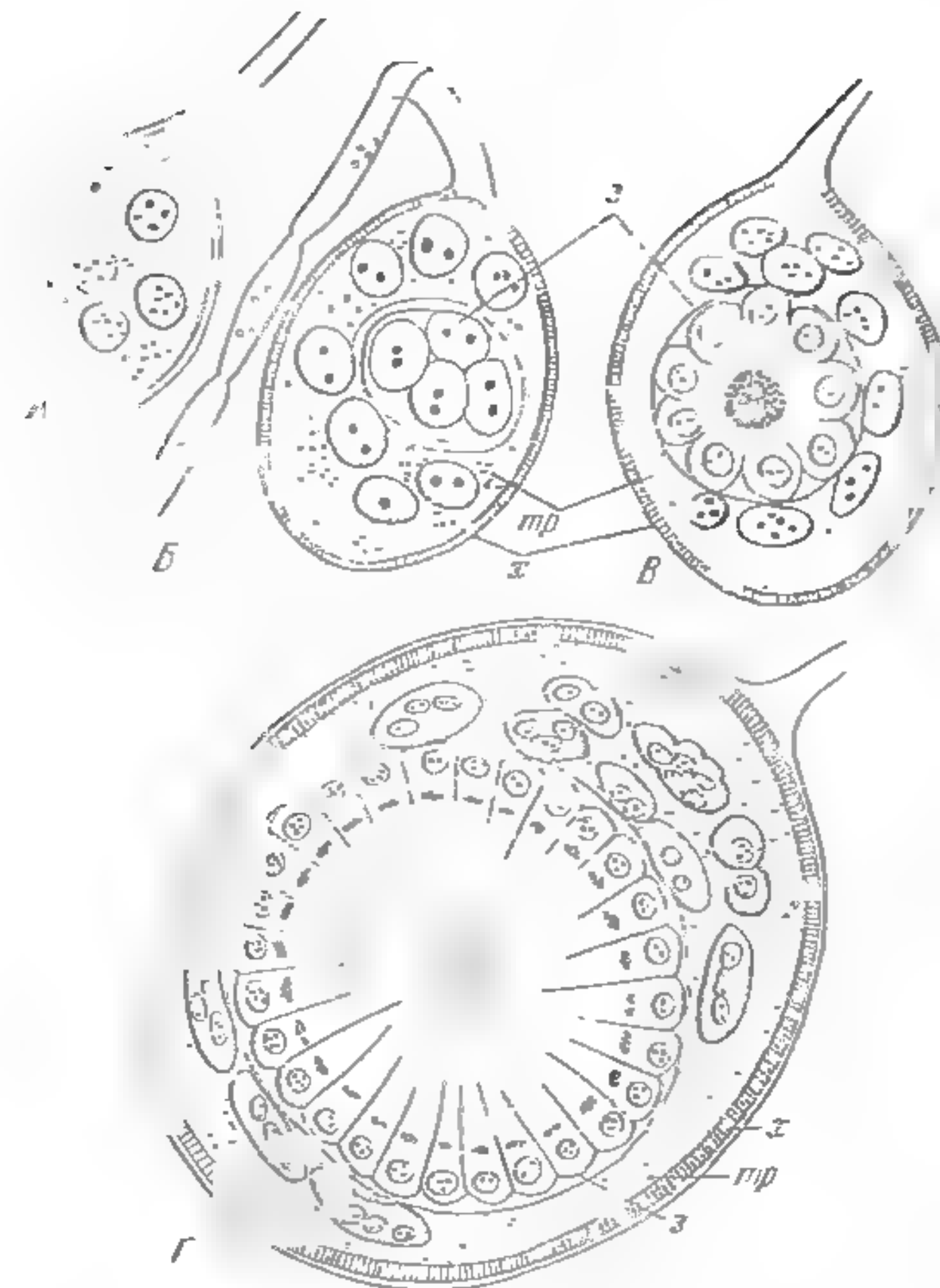


Рис. 122. Ранние стадии развития *Synopeus rhanis* (по: Marchal, 1906).

А — стадия 4 ядер дробления (обособление трофамниона); Б, В и Г — формирование бластулы. з — зародыш, тр — трофамнион, х — хорион.

(рис. 123). Содержащиеся в трофамнионе редуцированные ядра сильно разбухают и распадаются на неправильные „парануклеарные массы“. Сам трофамнион тоже постепенно увеличивается в объеме, в нем появляется много жировых включений. Как показали гистохимические и электронно-микроскопические исследования (Košcielski, 1962; Košcielski et al., 1978), в трофамнионе *Agentiaspis* (на более поздних стадиях развития) содержатся ДНК (в парануклеусах), РНК, фосфолипиды. Присутствие многочисленных полирибосом трактуется как указание на происходящий в трофамнионе интенсивный синтез белков. Трофамнион воспринимает питательные вещества из гемолимфы хозяина путем линцитоза; по-видимому, таким же путем получает зачаток питания из трофамниона.

У Наездников с сильно развитым трофамнионом (т. е. хорошо обеспеченных питанием) наблюдается полиэмбриония. В настоящее время известно около 30 поли-



эмбрионических видов, относящихся к четырем семействам (Braconidae, Encyrtidae, Platygasteridae и Dryinidae). Во всех этих семействах имеются также и моноэмбрионические виды, из чего можно заключить, что полиэмбриония возникла независимо по крайней мере 4 раза. Иногда полиэмбриония имеет факультативный характер. Так, у *Platygaster hiemalis* неоплодотворенные яйца развиваются моноэмбрионически, а из оплодотворенных развиваются двойники (Leiby, Hill, 1923).

Классическим примером полиэмбрионии может служить *Agéniaspis fuscicollis*. По наблюдениям Мартина (Martin, 1914), в конце лета самка *Agéniaspis* откладывает свои яйца в яйца Яблоневой паутинной моли (*Hypocnemeuta*). После разделения яйца на зачаток трофамииона и собственно зародышевую клетку последняя начинает делиться. Бластомеры образуют небольшие группы, между которыми врастают прослойки трофамииона (рис. 123, В). Когда количество клеток в каждой группе достигает 12—15, она распадается на две новые.

В сентябре из яиц Моли выплывают гусенички, которые вскоре впадают в диапаузу, но развитие паразита продолжается, хотя и более медленно. Весной развитие ускоряется и образует около 180 обособленных групп бластомеров, каждая из которых развивается в самостоятельный зародыш. Получается так называемый полигерм — трофанцион, содержащий множество зародышей. Полигерм принимает форму длинных разветвленных тяжей с четко видными утолщениями, в которых лежат зародыши. За счет соединительнотканых клеток хозяина на поверхности полигерма образуется циста, в которой разветвляются трахеи. Хотя главное назначение цисты состоит в том, чтобы изолировать паразита, эта защитная реакция извращена таким образом, что стала необходимым условием нормального развития зародышей *Ageliaspis*, так как из трахей хозяина они получают необходимый для их развития кислород. Для многих хорошо адаптированных к своему хозяину наездников установлено, что, если такая циста почему-либо не разовьется, их зародыши погибают. В июне зародыши превращаются в личинок, длина которых достигает 1 мм. Личинки состоят из головы, несущей мандибулы, и 13 сегментов; пищеварительная, нервная и трахейная системы у них хорошо развиты. Личинки начинают активно питаться, сначала они поедают трофанцион, потом — внутренности гусеницы хозяина, внутри которой продолжают окукливание и метаморфоз.

Возникновение полиэмбрионии у Наездников тесно связано с паразитизмом,



а — шестиперный вид молодой шичинки, б-г' — последовательные стадии развития, бр — брешка нервная щелочка, в — зачаток лаза, м — зачаток головного мозга, эк — задняя кишка, кр — зачатки крыльев, лсб — лабильные желёзы, мб — зачаток мантибулы, мк — зачаток максиллы, мл — мальпигиевы сосуды, н — зачатки ног, н* — нижняя губа, лз — половой зачаток, р — рот, ск — средняя кишка, а — зачаток ядра клада.

хотя, строго говоря, она не является адаптацией к паразитизму. Полиэмбриония — очень выгодное биологическое приспособление, так как благодаря ей при незначительной яйцепродукции развивается достаточное для поддержания численности вида количество особей нового поколения, но она стала возможной только потому, что в условиях паразитизма с помощью трофанхона зародыш получает обильное питание.

Следует заметить, что сероза, выполняя трофическую функцию, не утратила и свою первичную функцию — защитную, изолируя зародыш от непосредственного контакта с тканями хозяина, его фагоцитами, гормонами и т. д. Возможно, именно она выделяет какие-то вещества, которые модифицируют и обезвреживают защитную реакцию хозяина. Однако у некоторых Наездников эмбриональная оболочка не образуется. Это отмечено у *Mesochorus militaris* (Entedonidae), *Caraphractus reductus* (Mymaridae) и *Prestwichia aquatica* (Tricogrammatidae), которых объединяет только то, что все они являются „яйцедрами“ и откладывают свои яйца в яйца Жуков-Плавунцов. У этих Наездников адаптация к паразитизму пошла по линии дезэмбрионизации — выхода из хориона морфологически сильно недоразвитой личинки, которая, однако, уже способна самостоятельно питаться. В этом направлении особенно далеко продвинулась *Prestwichia*, новорожденная личинка которой устроена крайне просто (рис. 24, А). Она имеет пузыревидную форму без каких бы то ни было намеков на конечности и сегментацию, на переднем конце субтерминально расположен рот, который ведет в пищевод, совершающий глотательные движения, но никаких ротовых придатков (мандибул, максилл и т. д.) или твердых хитиновых частей подле рта нет. За пищеводом следует средняя кишка, стенки которой состоят из немногих клеток и сильно растягиваются по мере заполнения кишки пищей. Кроме того, имеются слюнные железы, зачаточная задняя кишка, мальпигиевы сосуды и половой зачаток (рис. 24, Б). Трахейная и нервная системы отсутствуют (зачаток головного мозга представляя двумя утолщениями гиподермы). Короче, у личинки *Prestwichia* хорошо развиты и функционируют только органы пищеварения и выделения. Лишь к концу личиночной жизни у нее появляются имажинальные диски конечностей, крыльев, половых придатков, развиваются трахеи, мышцы и жировое тело (рис. 24, В, Г). Развитие *Prestwichia* имеет ярко выраженную установку на скорейшее вылупление из яйца и начало активного питания за счет хозяина. Поэтому в развитии *Prestwichia* проявляются признаки упрощения, к числу которых можно отнести и полную редукцию эмбриональной оболочки (Иванова-Казас, 1950, 1952, 1961). Но в связи с этим возникает вопрос: если оболочка сохраняет у Наездников защитное значение, то почему *Mesochorus*, *Caraphractus* и *Prestwichia* могут обходиться без нее? Ответ заключается, по-видимому, в том, что все три названных вида все свое развитие проводят в зародышах Плавунцов, у которых защитные реакции еще отсутствуют.

В общем можно сказать, что паразитизм Наездников напоминает гемоцельное живорождение, а в тех случаях, когда между трофанхоном паразита и соединительнотканной цистой хозяина устанавливается физиологическое сотрудничество, возникают структуры, напоминающие плаценту.

Эмбриональные адаптации у Хордовых

Провизорные органы яйцекладущих форм

У всех Хордовых с дискоидальным дроблением (включая Лирисом) формируется желточный мешок, а у *Amphioxus*, зародыши которых адаптированы к развитию в наземных условиях, имеются также эмбриональные оболочки и провизорный мочево-пузырь (аллантоис).

Желточный мешок возникает в результате обрастания желтка бластодермой.

У Позвоночных стенки желточного мешка состоят обычно из двух или трех зародышевых листков: энтодерма осуществляет функцию резорбции желтка, а в мезодерме развиваются кровеносные сосуды, доставляющие питательные вещества в тело зародыша. У Сельскохозяйственных амфибий и *Amphioxus* энтодермальная выстилка желточного мешка является продолжением кишечного эпителия, хотя и отличается от него гистологически (а иногда и по способу образования, как показано в предыдущей главе). Соответственной полости желточного мешка и кишечника сообщаются друг с другом. У Костистых рыб желточная энтодерма, представленная только перибластом, с кишечным эпителием не связана, но у Окуня и некоторых других видов на более поздних стадиях развития она вступает в контакт с зачатком печени, клетки которого проникают в желточный синцитий (Pasteels, 1958).

Во время обрастания желтка у *Sauropsida* три зародышевых листка распространяются в вегетативном направлении с разной скоростью. У Ящериц *Lacerta* и *Anguis* (по: Павловский, 1926) быстрее всего нарастает эктодерма и подстилающий ее перибласт (первичная желточная энтодерма), состоящий из нескольких рядов беспорядочно расположенных клеток с желточными включениями и неясными границами. Край обоих клеточных слоев утолщены, и когда они сходятся на вегетативном полюсе, здесь образуется плотное скопление клеток — „желточный пупок“, который позднее рассасывается. Затем поверх желтка (и перибласта?) распространяется гипобласт, от которого происходит вторичная желточная энтодерма, имеющая строение более правильного однослойного эпителия. Между вторичной желточной энтодермой и эктодермой вырастает мезодерма, в которой развиваются кровеносные сосуды. У *Sauropsida* внутренняя часть агеа ораса превращается в сосудистое поле — агеа vasculosa. Сначала здесь появляются скопления мезенхимных клеток — кровяные островки. Поверхностные клетки в этих скоплениях образуют эндотелиальную стенку кровеносных сосудов, а внутренние становятся свободными кровяными клетками. Так как в других частях кровеносной системы зародыша гемоциты не образуются, желточный мешок играет роль первичного кроветворного органа (лишь позднее очаги кроветворения возникают в печени, селезенке и костном мозге). Следует, однако, заметить, что сходные кровяные островки развиваются в брюшной части зародыша и у Позвоночных с голобластическим типом развития. Таким образом, кроветворная функция исторически возникла в области, топографически соответствующей желточному мешку, гораздо раньше, чем сам желточный мешок, который эту функцию просто унаследовал.

Сливаясь друг с другом, кровяные островки образуют сначала неправильную сосудистую сеть, по краю которой проходит маргинальная вена (*sinus terminalis*). Потом появляются две передние вены, по которым кровь попадает из маргинальной вены в сердце, и непарная дорсальная аорта, от которой отходят артерии, несущие кровь от сердца к сосудам желточного мешка. В ходе последующего развития система желточных сосудов подвергается новым преобразованиям (см.: Lillie, 1952), на которых нам нет надобности задерживаться.

Заслуживает упоминания тот факт, что присутствие желточного мешка оказывает влияние на начальные процессы развития сердца. Последнее отличается от развития других кровеносных сосудов тем, что в нем принимает участие и целомический эпителий. У голобластических *Amphioxus* (например, у Амфибий) в передней части зародыша между кишкой и спланхноцелом сначала из мезенхимы образуется эндотелиальная сердечная трубка. Потом часть спланхноцеля обособляется в форме перикардального пузырька, который окружает сердечную трубку. Внутренняя стенка этого мешочка присоединяется к эндотелию сердца и образует его мышечную стенку — миоэпикард, а наружная стенка становится околосердечной сумкой — перикардом. У *Amphioxus* же из-за того, что зародыш распластан на желтке, формируются две сердечные трубки (см. рис. 110), которые соединяются в одну только после обособления передней части кишки от желточного мешка.

Предполагается, что у некоторых *Anaplia* сосуды желточного мешка имеют также респираторное значение. Эта функция желточного мешка значительно возрастает у *Sauropsida*, так как из-за сильного развития яйцевых и эмбриональных оболочек жаберное дыхание становится невозможным.

У многих Рептилий наблюдается образование так называемой желточной (или перилецитальной) щели. Описания этого образования довольно противоречивы, и его морфологическая природа не вполне ясна. Оно лучше всего изучено у живородящих Рептилий и участвует в образовании плаценты, поэтому более подробно мы его рассмотрим позднее.

К концу эмбрионального развития желточный мешок с остатками желтка втягивается внутрь тела или же (если желтка остается еще очень много) сохраняется в форме наружного придатка, который у Селезевых связан с телом длинным стебельком.

Для высших Позвоночных характерно образование двух эмбриональных оболочек (амниона и серозы), почему они получили название *Amniota*. Среди не имеющих этих оболочек *Anaplia* нечто подобное описано только у тропической Костистой рыбы *Nothobranchius*, которая откладывает икру на дно мелких пересыхающих на несколько месяцев в году водоемов, причем до полного испарения воды в ней резко повышается концентрация солей. После запершения эпиболии перидерма отслаивается и под ней оказывается пространство, заполненное жидкостью. Защитная функция этой оболочки очевидна — в сочетании с сильно развитыми яйцевыми оболочками она предохраняет зародыш от высыхания и создает необходимые осмотические условия (Авни, Соми, 1974).

Развитие эмбриональных оболочек у *Amniota* начинается с того, что впереди от зародыша появляется дугообразная эктодермальная складка, которая растет своим свободным краем назад, покрывая сначала голову, а затем большую или меньшую часть туловища. Потом такая же складка появляется сзади, обе складки соединяются друг с другом своими боковыми краями и образуют единую кольцеобразную амниотическую складку. Отверстие, ведущее в ограниченную этими складками амниотическую полость, постепенно сужается и замыкается. Из внутреннего листка этих складок образуется амнион, из наружного — сероза (рис. 125), которую называют также хорионом. На месте смыкания амниотических складок между обанми оболочками остается сероамниотическая спайка.

Существуют некоторые вариации этого процесса. У Черепах образуется только одна передняя амниотическая складка, которая, прикрыв весь зародыш, переходит в узкую и довольно длинную трубку — амниотический канал. Сходный амниотический канал образуется и у некоторых Птиц (Schauinsland, 1906). У Хамелеона амниотическая складка с самого начала имеет кольцеобразную форму (Сергеев, 1943; Pasteels, 1970).

Передняя амниотическая складка сначала состоит только из внезародышевой эктодермы и называется в это время проамнионом; позднее в нее входит также соматический листок мезодермы. Задняя и боковые амниотические складки с самого начала состоят из эктодермального и мезодермального слоев.

Одновременно с образованием амниотических складок (или несколько раньше) появляются входящие под зародыш складки, отделяющие его от желточного мешка и других внезародышевых частей (в том числе и зачаток кишки от экстрэмбриональной энтодермы). В результате этого процесса между зародышем и желточным мешком остается лишь узкий связующий пупочный стебелек, через который проходит также стебелек аллантоиса (см. ниже). Пространство между амнионом и серозой, ограниченное мезодермой этих оболочек, представляет собой внезародышевый целом (экзоцелом). В вегетативной части зародыша сероза переходит в эктодерму желточного мешка, которую вместе с подстилающей ее энтодермой иногда называют омфалоплеврой, или хориовителлиновой мембраной. Однако

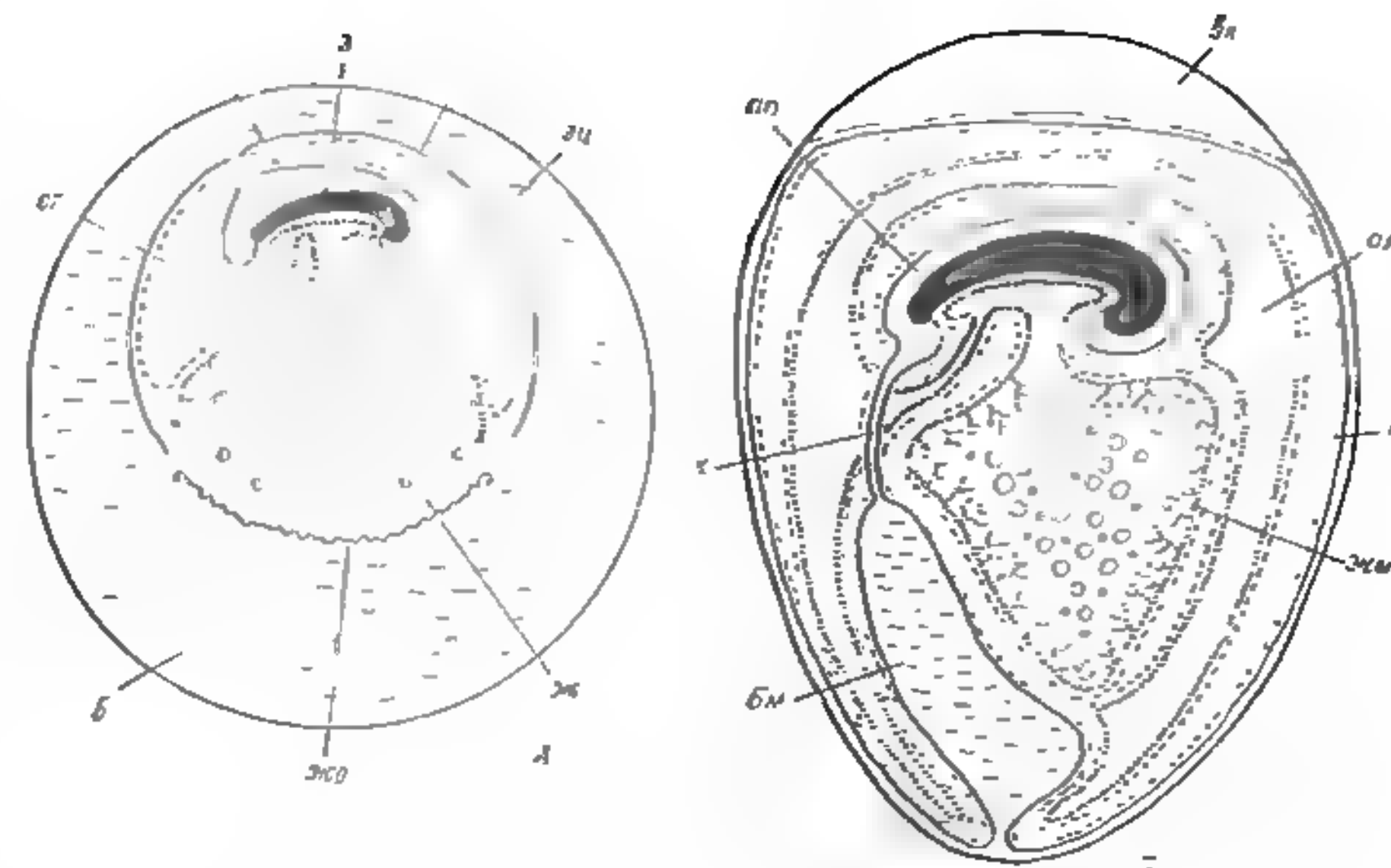


Рис. 125. Схема образования провизорных органов у Курицы. Она не претендует на точное отображение разрывов и топографических отношений между частями и имеет целью лишь показать происхождение различных провизорных органов и установление между ними функциональных связей.

А — поперечный разрез через яйцо на время образования эмбриональных оболочек, Б — продольный разрез приблизительно на 10-й день развития. ал — аллантоис, ам — амнион, ам — амниотическая полость, б — белок, бм — белковый мешок, ак — воздушная камера, ж — желток, жм — желточный мешок, жм — желточная оболочка, з — зародыш, к — канал, соединяющий амниотическую полость с белковым мешком, с — сероза, эк — экзоцелом. Эктодерма обозначена сплошной линией, мезодерма — прерывистой линией, энтодерма — рядом точек.

в большинстве случаев между экто- и энтодермой желточного мешка врастает позднее изолирующая их друг от друга мезодерма с экзоцеломом.

Относительно функционального значения эмбриональных оболочек были высказаны различные предположения (см.: Schauinsland, 1906). Преобладает мнение, что амниотическая жидкость создает необходимые физико-химические условия, имитирующие свойства водной среды, в которой протекало развитие предков *Amniota*. Кроме того, амниотическая полость предоставляет зародышу пространство, в котором он может свободно лежать, а в конце эмбрионального развития и двигаться. Менее обосновано предположение, что заполненный жидкостью амнион играет роль «гидравлической подушки», смягчающей возможные внешние толчки, так как механическая защита зародыша обеспечивается скорлуповой и отчасти белковой оболочками. Сергеев (1943) отмечает, что в стенке амниона нет кровеносных сосудов, так что дыхательная функция ему не свойственна, но имеются гладкие мышцы, совершающие ритмические сокращения. Эти сокращения способствуют перемешиванию амниотической жидкости, в которую через кожу попадают продукты экскреции. Другая идея этого автора, что амнион предохраняет зародыш от соприкосновения с жесткими яйцевыми оболочками, представляется довольно сомнительной.

У *Amniota* имеется еще один важный провизорный орган — аллантоис. Он развивается из выпячивания вентральной стенки заднего отдела кишки и приобретает

форму стебельчатого пузыря. Стенки аллантоиса состоят из энтодермы и висцерального листка мезодермы; в последнем развивается сеть кровеносных сосудов, а в полости аллантоиса скапливаются нерастворимые продукты азотистого обмена (мочевая кислота; фактически аллантоис является почкой накопления). Такая форма экскреции возникла вследствие того, что при наличии яйцевых оболочек, изолирующих зародыш от внешней среды, выведение продуктов обмена из организма сильно затруднено. По месту и способу развития, по структуре его стенок аллантоис гомологичен мочевому пузырю Амфибий, хотя его функция несколько изменилась. У некоторых Рептилий аллантоис участвует в построении definitiva мочевого пузыря (Сергеев, 1943), но благодаря наличию богатой сети кровеносных сосудов аллантоис взял на себя еще одну важную функцию — респираторную. Он сильно разрастается в пространстве между амнионом и серозой (т. е. в экзоцеломе), а его наружная стенка срастается с серозой и образует так называемый хориоаллантоис. Приносящие и выносящие сосуды аллантоиса сообщаются с сосудами в теле самого зародыша, проходя через пупочный канатик. После образования аллантоиса желточный мешок обычно утрачивает респираторное значение.

Изменения, происходящие в расположении, форме и функции провизорных органов во время развития куриного зародыша, подробно описаны в монографии Рагозиной (1961). На 2-е сутки инкубации уже начинается кровообращение, и еще не вполне сформированный желточный мешок уже выполняет все три свои функции (трофическую, дыхательную и кроветворную). Выполнение дыхательной функции облегчается тем, что зародыш как бы всплывает в массе белка и приближается своей дорсальной стороной к подскорлуповой оболочке. Одновременно появляется передняя амниотическая складка; полное замыкание амниона происходит на 3-и сутки инкубации. На 4-е сутки желточная оболочка над серозой истончается и разрывается, а ее остатки стягиваются к вегетативному полюсу желтка.

Первый зачаток аллантоиса появляется на 3-и сутки, а на 5-е начинает функционировать первичная почка, которая выделяет сначала аммиак, потом — мочевину. После начала функции вторичной почки в полости аллантоиса появляются кристаллы мочевой кислоты. На 8-е сутки инкубации аллантоис так сильно разрастается, что подстилает всю серозу, которая утрачивает контакт с желточным мешком.

Процесс обрастания желтка протекает довольно медленно и завершается только на 10-е сутки инкубации. Это объясняется отчасти тем, что стенки желточного мешка образуют складки, глубоко погруженные в желток, в которых проходят кровеносные сосуды. Кроме того, объем желтка сильно увеличивается за счет всасывания им воды из белковой оболочки. Желточная энтодерма выделяет протеолитические и липолитические ферменты, но наблюдается также и фагоцитоз желточных гранул энтодермальными клетками.

Из-за потери воды белковая оболочка уплотняется, на 7-е сутки она сокращается в объеме и образует небольшую массу, расположенную под желточным мешком. Хориоаллантоис охватывает этот комок уплотненного белка и образует белковый мешок (рис. 125, Б). В то же время между белковым мешком и амнионом устанавливается сообщение в форме сероамниотического канала (по описанию Лилли (Lillie, 1952), этот канал возникает как дивертикул стенки белкового мешка, который прорывается в амнион на месте сероамниотической спайки). Через образовавшийся таким образом канал белковая жидкость попадает в амниотическую полость. К этому времени весь зародыш вместе с провизорными органами поворачивается внутри яйцевой оболочки таким образом, что оказывается подле воздушной камеры, а остатки белка оттесняются к узкому концу яйца.

На 10-е сутки инкубации зародыш начинает заглатывать амниотическую жидкость и появляются признаки функционирования желез желудка и поджелудочной железы. Переваренные остатки (меконий), имеющие вид беловатых хлопьев,

попадают в аллантоис. На 15–16-е сутки белка уже не остается. Когда начинается развитие скелета (во второй половине инкубационного периода) зародыш извлекает из скорлупы минеральные соли. В последние дни перед вылуплением мышцы брюшной стенки тела переходят на жегочный мешок и, сокращаясь, втягивают его в брюшную полость.

Вылупление из яйца обычно сопровождается у *Sauropsida* разрывом эмбриональных оболочек, но у Черепаш оболочки раскрываются в области сероамниотической спайки (Сергеев, 1943), из чего можно заключить, что упомянутый выше амниотический канал не замыкается полностью.

Эволюционное происхождение таких провизорных органов, как желточный мешок и аллантоис, не оставляет никаких вопросов, труднее понять, как возникли эмбриональные оболочки, так как никаких соответствующих им органов-предшественников у *Anaplia* нет. Правда, у некоторых членистоногих Костистых рыб (см. ниже) возникает нечто вроде передней амниотической складки, но прямой эволюционной связи между *Teleostei* и *Sauropsida* нет. По мнению Сергеева (1943), амнион возник из-за того, что зародыш стал погружаться в желток, подобно тому, что наблюдается у низших Насекомых, чтобы избежать соприкосновения с яйцевыми оболочками. Однако фактически зародыш не погружается в желток, а лишь немного и ненадолго вдавливается в него, позднее же он отделяется от желточного мешка глубокой перетяжкой.

Бальфур и сравнительно недавно Парский (Balfour, 1881; Szarski, 1968) выдвинули гипотезу, согласно которой исторически сначала появился аллантоис, а его разрастание стало причиной образования экзоцеломы и амниотических складок. По мнению Парского, образование плотных яйцевых оболочек, затрудняющих функции экскреции и газообмена, стало возможным только после появления аллантоиса, успешно выполняющего эти функции. Аллантоис — гипертрофированный и лишенный выводного отверстия мочевой пузырь приобрел эти свои особенности из-за того, что у предков Рептилий, откладывавших свои яйца на сушу, аммонотелия (т. е. такой тип экскреции, при котором конечным продуктом азотистого обмена является аммиак) сменилась уротелией (при которой выделяется мочевина). Присутствие в моче менее токсичной мочевины было полезным в том отношении, что создаваемое ею высокое осмотическое давление помогает удерживать в организме воду и даже извлекать ее из внешней среды. Сосуды аллантоиса служили сначала для всасывания воды из мочи, а потом приобрели и дыхательное значение. Только после этого смогли образоваться плотные яйцевые оболочки, которые привели к снижению потери воды зародышем и к урикотелии, т. е. к накоплению в аллантоисе нерастворимой мочевой кислоты.

По всей вероятности, эти идеи хорошо согласуются с данными сравнительной физиологии, но они не встречают поддержки со стороны эмбриологии. Как указывают, возражая Бальфуру, Шауинспайд (Schauinsland, 1906) и Сергеев (1943), формирование амниона заканчивается в онтогенезе еще до появления первого зачатка аллантоиса.

Адаптации к живорождению

Живорождение не является редкостью у Хордовых. У многих одиночных Асцидий и почти у всех колониальных (единственное исключение — *Diaploa*) наблюдается яйцеживорождение, причем развитие зародышей протекает в перибранхиальных полостях. У некоторых Асцидий (*Botrylloides*, *Distaplia* и др.) путем выпячивания стенки тела образуется специальная инкубационная сумка, которая лежит в толще туники и может полностью утрачивать связь с материнским зооидом. Так как при этом по мере развития размеры зародыша сильно увеличиваются, есть все основания полагать, что он получает необходимое питание непосредственно из туники. Очевидно,

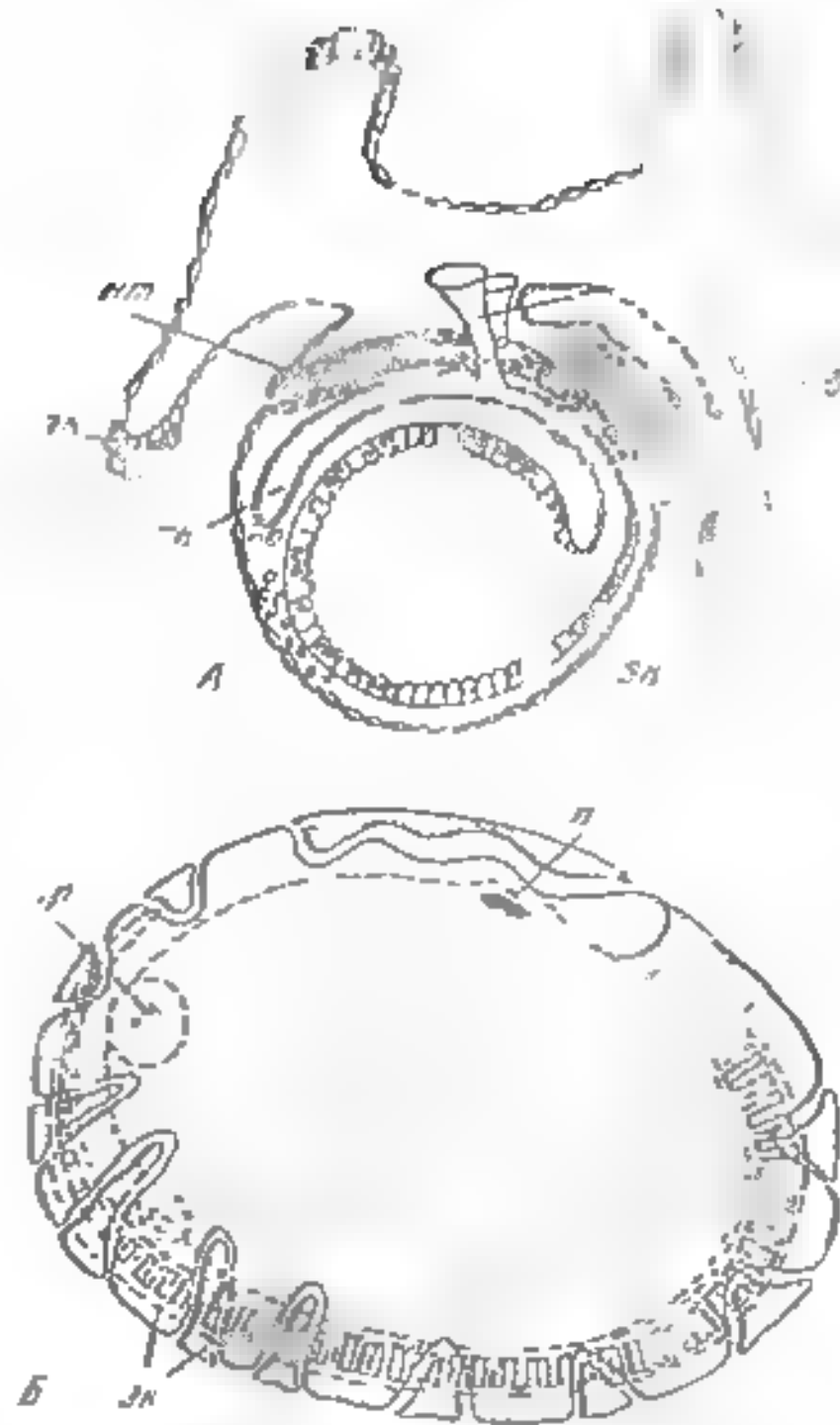


Рис. 126. Плацентарные структуры у Асидии *Hypsistozoa fusmeriana* (по: Brewin, 1956).

А — овариум на разрезе, Б — поздний зародыш (вид слева). зк — задняя часть кишки, нт — нервная трубка, л — личиночные органы чувств, лк — передняя часть кишки, пр — прикрепительные органы, хв — зачаток хвоста, эк — эктодерма, эн — энтодермальные трубки.

в этом случае мы имеем дело с истинным живорождением, хотя никаких специальных морфофизиологических адаптаций не наблюдается. Лишь у австралийской Асидии *Hypsistozoa fusmeriana* описаны структуры, заслуживающие названия плаценты (Brewin, 1956). Зародыши *Hypsistozoa* развиваются в расширении яйцевода. Фолликулярный эпителий, который играет роль яйцевой оболочки и у других Асидий, у *Hypsistozoa* частично разрушается. Из дорсолатеральных частей энтодермального зачатка кишечника образуются две трубки, которые проходят через эктодерму и разрыв фолликулярного эпителия и открываются в полость инкубационной сумки (рис. 126). Затем дорсальная эктодерма зародыша образует две боковые складки, которые тоже

высовываются из фолликула и прикрывают зародыш с остатками фолликулярного эпителия. Края этих складок зубчатые и „интердигитируют“, т. е. выступы одной складки входят в выемки другой. Возникшая таким образом эктодермальная оболочка (эктотроф) вступает в тесное соприкосновение со стенками инкубационной сумки, так что возникает нечто вроде эпителиальной плаценты. Эмбриональное развитие продолжается у *Hypsistozoa* около полугода, за это время из яйца, имеющего только 25 мк в диаметре, развивается головастикаподобная личинка, длина которой достигает 6,8 мм.

Что касается других Оболочников, то яйцеживорождение присуще всем *Rhynchonemida*, а у *Salpa* наблюдается плацентарное живорождение. Связь зародыша с матерью осуществляется у *Salpa* через пузыревидный орган, которым зародыш прикрепляется к стенке клоаки (рис. 127). Этот пузырь образуется за счет фолликулярного эпителия и стенки клоаки. Поперек плацентарного пузыря располагается эпителиальная пластинка, разделяющая гемоцель матери и зародыша (Brien, 1928, 1948).

Живорождение довольно широко распространено у Рыб. Как сообщает Вурис (Wourmes, 1981), оно отмечено в 40 семействах, 99 родах и у 428 видов Сельхий и в 13 семействах, 122 родах и у 511 видов Костистых рыб. Хотя в большинстве случаев речь идет о яйцеживорождении, при котором зародыши остаются лецитотрофными, нередко наблюдаются различные приспособления, делающие возможным обмен веществ между матерью и зародышем. Переход к живорождению в разных систематических группах Рыб произошел независимо.

У Сельхий зародыши вынашиваются в матке (расширении нижней части яйцевода). Питание *Pteroplatea tigris* происходит с помощью трофонем — двух пучков длинных нитевидных выростов стенки матки, которые проникают в глотку зародыша через брызгальца и выделяют в нее питательный секрет.

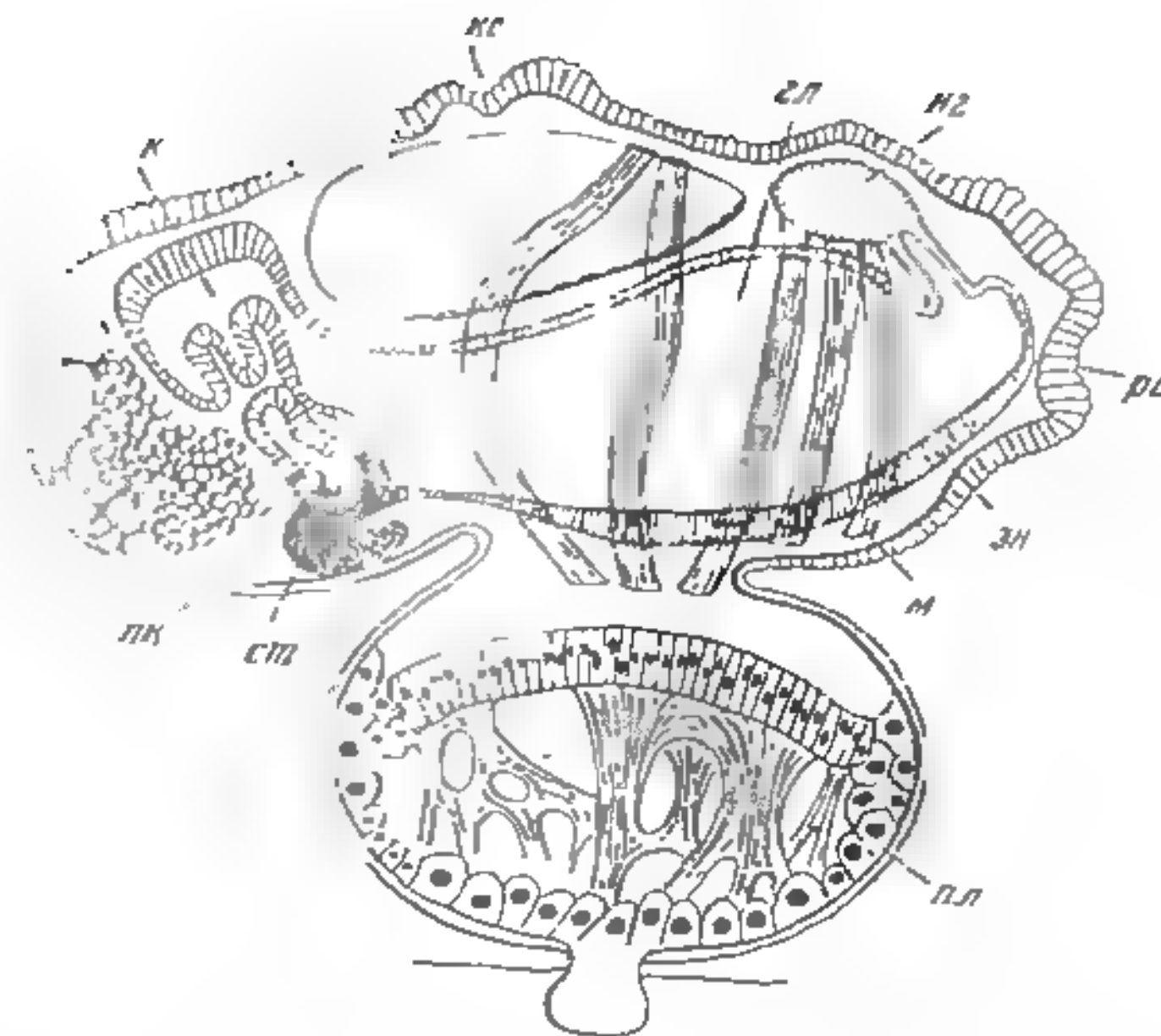


Рис. 127. Поздний зародыш *Salpa democritica* (по: Заленский, 1893).

гл — глотка, к — зачаток кишки, кл — зачаток клоаки, кс — зачаток клоакального сифона, м — мышечные ленты, нг — нервный ганглий, лк — перикард, пл — плацента, рс — зачаток ротового сифона, ст — зачаток пролиферирующего столона, эл — эласт, эн — эндостиль.

У некоторых Сельхий на месте контакта стенок желточного мешка со стенками матки формируется омфалопланта. Хотя при этом сохраняется яйцевая оболочка, она очень тонкая и, по-видимому, проницаема для многих веществ. У *Mustelus* соли плаценты формируются довольно поздно — когда сам зародыш уже имеет размеры 10–16 см, а пупочный канатик достигает длиной около 20 см. В той части желточного мешка, которая плотно прилегает к стенке матки, наблюдается особенно сильное развитие кровеносных сосудов. Предполагается, что у зародыша *Mustelus* одновременно происходит резорбция желтка с помощью внезародышевой энтодермы и всасывание питательных веществ, выделяемых железами матки через внезародышевую эктодерму (Budker, 1958). Поскольку больших запасов желтка хватает до конца эмбрионального развития, не исключено, что в данном случае плацента обеспечивает не питание, а газообмен зародыша.

У живородящих Костистых рыб зародыши развиваются в полости личинки или даже внутри фолликула (см.: Bertin, 1958a). При интрафолликулярном развитии в яйцах содержится много желтка, который является основным источником питания зародыша. В то же время происходят значительные изменения в фолликуле — его стенки сильно растягиваются и васкуляризируются, а в полости скапливается жидкость, в которой плавает зародыш. Для всасывания этой жидкости у зародыша образуются различные придатки — например, влащичатые выросты стенки желточного мешка. Особенно интересен „капюшон“, который развивается у многих представителей сем. *Roschidae* за счет околосердечной сумки. Наружная стенка перикарда выпячивается вместе с эпидермальной стенкой тела и образует складку, которая отгибается назад и прикрывает переднюю треть тела зародыша (см. рис. 128); наружный

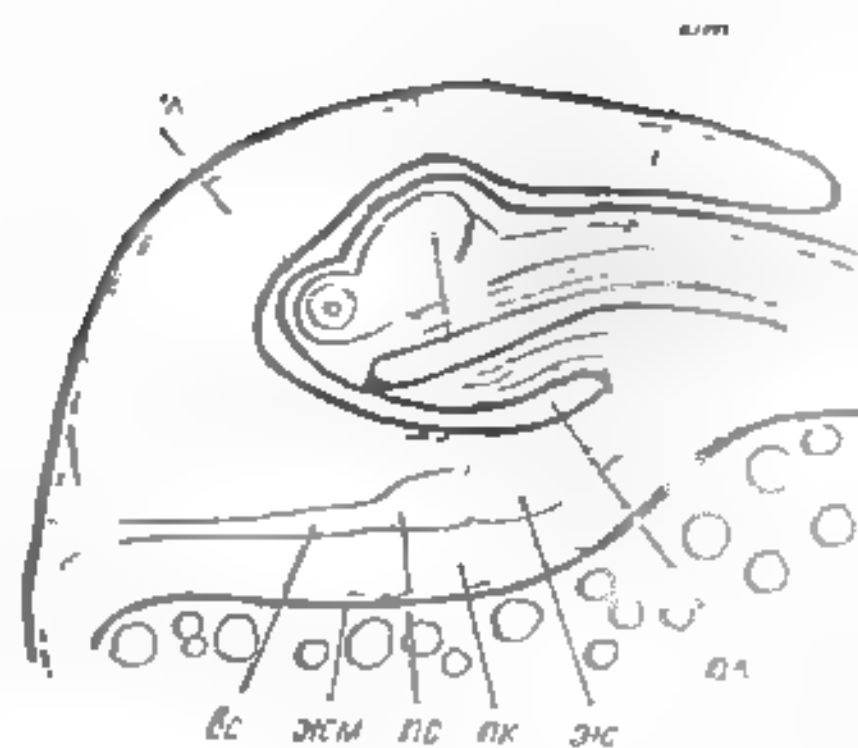


Рис. 128. Передний конец зародыша *Platyroesthus* (по: Tavalga, Rugh, 1947).

ам — амниотическая полость, вс — венозный синус, гл — глоточный отдел кишки, ж — желудок сердца, жм — желточный мешок, к — капюшон, нт — нервная трубка, пк — перикардальная полость, лс — предсердие, элс — экстраэмбриональный перикард.

листок этой складки, обильно снабженный кровеносными сосудами, прижимается изнутри к стенке фолликула. По описанию Таволги и Рафа (Tavalga, Rugh, 1947), развитие капюшона начинается у *Platyroesthus maculatus* довольно рано, а достигает максимальных размеров он на стадии закладки жаберных щелей.

Сердце в это время имеет форму прямой трубки. Когда начинается правильное кровообращение, кровь, выходящая из ювьеровых протоков в теле зародыша попадает в воротную систему желточного мешка и в сосуды, разветвляющиеся на поверхности перикарда, а затем собирается в венозный синус и входит спереди в сердце. Предполагается, что через сосуды перикардального мешка зародыш получает от матери дополнительное питание и кислород. Однако яйца *Platyroesthus* довольно велики (около 1.5 мм в диаметре), поэтому плацентарное питание сочетается с лецитотрофией.

Перикардальный капюшон *Platyroesthus* очень похож на переднюю амниотическую складку, поэтому Таволга и Раф называют наружный листок этого провизорного органа „перикардальной серозой“, а внутренний — „перикардальным амнионом“, а Тернер (Turner, 1940, — цит. по: Tavalga, Rugh, 1947), описавший такое же образование у *Heteropandria*, предпочитает названия „псевдосероза“ и „псевдоамнион“.

На первый взгляд кажется непонятным, каким образом такой сугубо внутренний орган, как околосердечная сумка, оказался вовлеченным в образование плаценты, воспринимающей питательные вещества из внешней среды. Однако такое использование перикарда уже было подготовлено тем, что у яйцекладущих Рыб из близкого сем. Cyprinodontidae (например, у *Fundulus*) перикард тоже сильно расширен и частично выдвинут вперед от головного конца зародыша, а его стенки богаты кровеносными сосудами; по-видимому, он выполняет функцию дыхания. У *Rosellidae* этот орган приобрел новую функцию и получил дальнейшее развитие.

У Костистых рыб с интраовариальным развитием желтка в яйцах бывает меньше, а в выделяемой стенками яичника овариальной жидкости содержатся питательные вещества. Эти вещества заглатываются ртом или всасываются стенками желточного мешка, через кожные покровы жабр, непарных плавников или специальных кожных придатков, расположенных в области анального отверстия (трофотений, — Lombardi, Wourmes, 1988). Иногда образуется такой же капюшон, как у *Rosellidae*.

У Амфибий живорождение не получило сильного развития, но склонность к нему имеется. У разных подвидов *Salamandra salamandra* наблюдается откладка яиц и живорождение. В последнем случае зародыши получают от матери только кислород и воду, а иногда наблюдается оофагия (Joly, 1986). У *Nectophrynoides occidentalis* и некоторых других видов этого рода зародыши заглатывают выделения матки („маточное молоко“), но не вступают в тесный контакт с ней (Xavier, 1986). У развивающихся в яйцеводах матери Безногих амфибий из сем. *Turphionectidae* наружные жабры принимают форму пластинок, прилегающих к стенкам яйцевода, что можно рассматривать как зарождающуюся плаценту (Laurent, 1986).

Более сложные формы живорождения наблюдаются у Рептилий из отряда Squamata. В сводке Ярона (Yaron, 1985) упоминаются 24 вида живородящих Ящериц (к числу которых относятся *Lacerta vivipara*, многие *Scincidae*, 3 вида Гекконов и др.) и 13 видов Змей (Гадюка — *Vipera berus*, Уж — *Natrix natrix*, некоторые Воляные змеи — *Hydrophidae*). При этом встречаются все переходные формы от яйцеживорождения к истинному живорождению. Переход к живорождению подготовлен у Рептилий тем, что и многие яйцекладущие виды протейивают почти половину эмбрионального развития в половых путях матери. Яйцекладущие и живородящие виды нередко встречаются в пределах одного рода (например, у Змей *Pseudechinus*, — Shine, 1987). Поэтому большинство авторов признает, что в разных эволюционных линиях Squamata живорождение возникло независимо (Weekes, 1935; Shine, 1985; Yaron, 1985, и др.). Критический разбор различных гипотез происхождения живорождения у Рептилий дает Шафн (Shine, 1983a, 1983b, 1985); сам он склоняется к тому, что живорождение является адаптацией к прохладному климату, так как температура тела беременной самки на несколько градусов выше температуры окружающей среды.

Даже у видов, имеющих плацентарные структуры, в яйцах содержится довольно много желтка, запасы которого не истощаются до конца эмбрионального развития. Так, в теле новорожденных Гадюк сохраняется столько желтка, что его хватает еще на 7–8 мес (правда, половина этого срока приходится на зимнюю спячку, — Bellairs et al., 1955).

Высокой степени специализации достигло живорождение у Ящерицы *Mabuia heali*, которая производит самые мелкие известные у Рептилий яйца с диаметром, равным 1 мм; за время эмбрионального развития сухая масса зародыша увеличивается у нее в 99 раз (Blackburn et al., 1984).

В образовании плаценты у Рептилий участвуют хорион и примыкающие к нему изнутри желточный мешок или аллантоис (точнее, их кровеносные сосуды). Соответственно различаются два типа плаценты — желточная (омфалоплацента) и аллантоидальная. Обычно сначала функционирует первая, потом ее сменяет вторая. Это наблюдается и у *Mabuia*, причем упомянутый выше значительный эмбриональный рост обеспечивается именно аллантоидальной плацентой.

Основную часть омфалоплаценты составляет омфалоплевра, получающаяся в результате соединения стенки желточного мешка с хорионом. Кроме того, в образовании такой плаценты большую роль играет уже упомянутая выше желточная щель. У новозеландского Геккона *Hoplostethus maculatus* (по: Boyd, 1942) на уровне sinus testicularis происходит врастание мезодермы в желток. Эта интравителлиновая (внутрижелточная) мезодерма имеет форму кольцеобразной ленты, край которой растет сквозь желток в вегетативном направлении, отделяя от основной массы желтка его периферический слой, содержащий клеточные ядра (т. е. перифласт). Между этой мезодермальной пластинкой и периферической частью желтка возникает желточная щель (рис. 129). В интравителлиновую мезодерму врастают кровеносные сосуды.

На уровне желточной щели хорион становится более толстым. Эта кольцеобразная зона и составляет зародышевую (фетальную) часть плаценты. В задней части плаценты (яйца Геккона имеют удлиненную форму, и в них с самого начала различаются крапильный и каудальный концы) омфалоплевры, состоящая из эктодермы хориона, мезодермы желточного мешка и мезодермальной прослойки между ними, не разделенной на париетальный и висцеральный листки, образует складки. Эпителий матки, лежащий на париетальном и висцеральном листках, тоже уплощается. Он состоит из составляющих материнскую часть омфалоплаценты, тоже уплощается. Он состоит из ресничных и железистых клеток, последние выделяют в просвет матки эозинофильные гранулы. По мнению Бойда, складки омфалоплевры служат для увеличения секреторной и всасывающей поверхности. Омфалоплевры собственных кровеносных сосудов не содержат, и предполагается, что питательные вещества, выделяемые

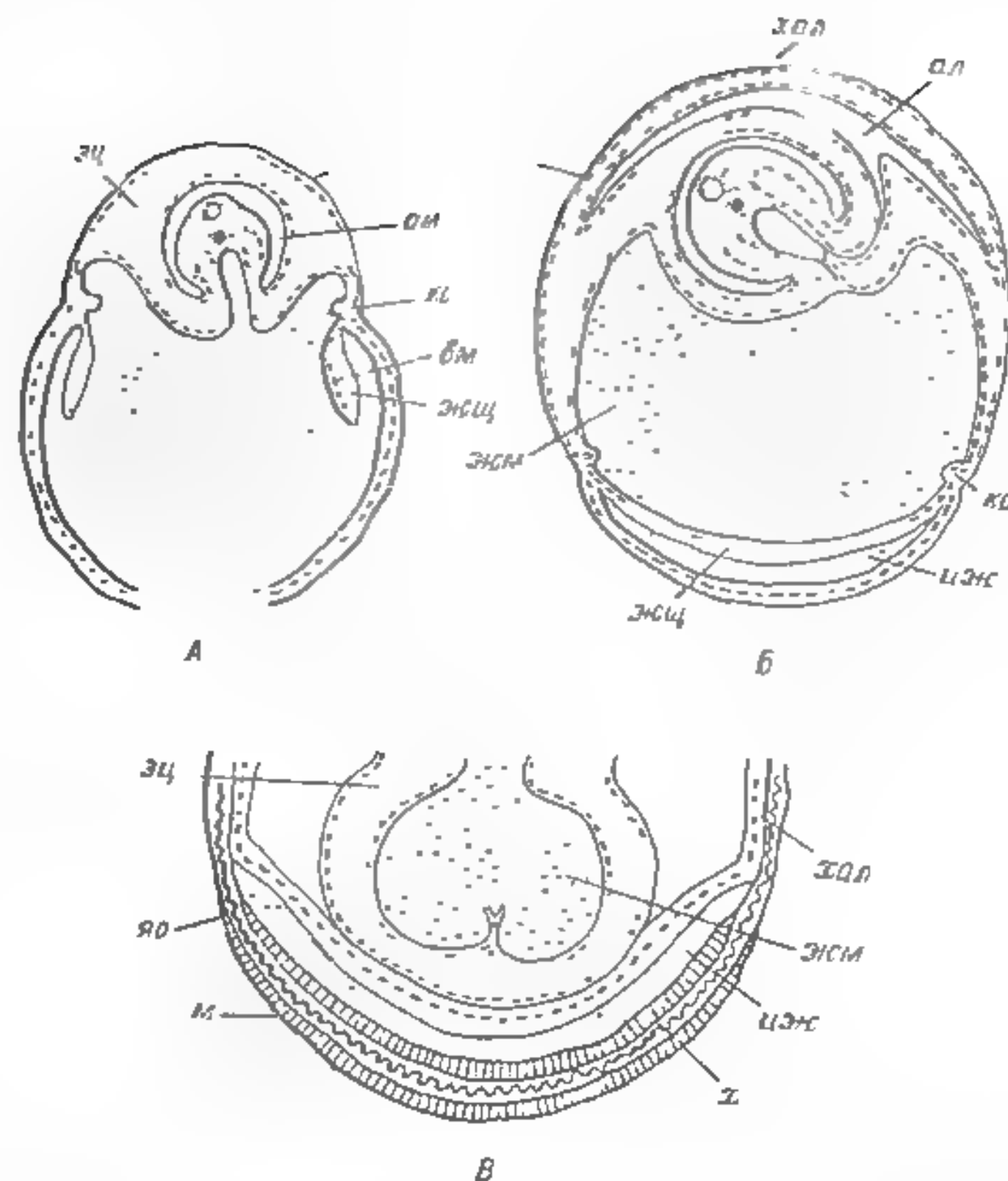


Рис. 129. Плацентарные структуры Рептилий на схематическом поперечном разрезе (по: Уагон, 1985).

А и Б — две стадии развития *Hoplodactylus maculosus*, В — *Thamnophis sirtalis*. ал — аллантоис, ам — амнион, жм — внутрижелточная мезодерма, жц — желточный мешок, жц — желточная щель, жц — изолированная часть желтка, кс — краевой синус, м — стенка матки, х — хорион, хал — хориоаллантоис, яо — яйцевая оболочка.

железами матки, проходят через хорион, слой изолированного желтка и попадают в желточную щель с ее кровеносными сосудами.

По мере развития сосудистое поле расширяется и его край вместе с краевым синусом смещается в вегетативном направлении. Одновременно смещается и омфалоплацента, так как желточная щель продолжает углубляться в сторону вегетативного полюса, а сверху исчезает, причем рассасывается и слой изолированного желтка. Этот процесс завершается тем, что нижние края кольцеобразной желточной щели сходятся на вегетативном полюсе и полностью изолируют дисковидную пластинку периферического желтка от его центральной части (рис. 129, Б); позднее периферический желток рассасывается. Одновременно исчезают связанные с функционированием омфалоплаценты структурные особенности эктодермы желточного мешка и эпителия матки, а на анимальном полюсе развивается аллантоидальная плацента.

Аллантоидальная плацента получается в результате срастания наружной стенки аллантоиса с хорионом (т. е. образования хориоаллантоиса). При этом слои мезодермы и эктодермы над капиллярами аллантоиса становятся очень тонкими. На месте

соприкосновения с хориоаллантоисом эпителий матки редуцируется, а в ее соединительной ткани развивается густая сеть кровеносных сосудов. В результате этих процессов сосуды зародыша и матери почти соприкасаются.

Более сложная плацента, в состав которой входят и желточный мешок и аллантоис, представлена у некоторых Змей. Так, у *Thamnophis sirtalis*, по описанию Гофмана (Hoffman, 1970), мезодерма не распространяется по поверхности желточного мешка выше краевого синуса, но так же, как у Геккона, врастает в желток. Желточная щель возникает в результате расщепления пластинки внутрижелточной мезодермы на два листка. Она отделяет большую часть желтка от омфалоплевры, которая в данном случае состоит из наружного слоя эктодермы, под которым лежит слой желточной энтодермы, а еще глубже — слой внутрижелточной мезодермы. Затем в желточную щель проникает аллантоис, который отделяет омфалоплевру от желтка (рис. 129, В) и снабжает ее кровеносными сосудами. В то же время в анимальной части зародыша формируется аллантоидальная плацента. Данные электронно-микроскопических и гистохимических исследований привели Гофмана к выводу, что у *Thamnophis* омфалоплацента функционирует как гистiotрофный орган (т. е. поглощает выделения и продукты распада тканей матки), а аллантоплацента служит скорее для газообмена и, возможно, гемотрофного питания. При этом у *Thamnophis* сохраняется яйцевая оболочка, которая, по-видимому, обладает свойствами полупроницаемой мембраны.

Сходным образом устроена омфалоплацента еще у некоторых Змей — *Enhydryna*, *Hydrophis* (Kasturirangan, 1951a, 1951b) и *Enhydryis* (Parameswaran, 1962). Кастуриранган предложил для нее специальное название „стеноплацента“.

Плаценты аллантоидального типа имеют сравнительно простое строение, но контакт между эпителиями зародыша и матери может быть очень тесным; у *Sphenomorphus quoyi* оба эпителия имеют характер синцитиев, в которые проникают и почти соприкасаются капилляры матери и зародыша. У Ящериц с сильно редуцированным количеством желтка (например, *Leiopeltis*) аллантоплацента имеет складчатое строение, она занимает эллиптическую область и прилегает к стенке матки подле ее главных кровеносных сосудов; Уикс (Weekes, 1935) считает ее наиболее специализированной.

Характеризуя живорождение Рептилий с физиологической стороны, Яррон (Yarop, 1985) сообщает, что через плаценту обычно проходят газы, вода, минеральные соли, а иногда также аминокислоты и материнские гормоны.

В классе Млекопитающих живорождение возникло только один раз — а именно у общих предков *Marsupialia* и *Placentalia*; более примитивные *Monotremata* яйцекладущи. Правда, яйца Однопроходных часть развития проходят, еще находясь в половых путях матери, и при этом заметно увеличиваются в объеме, по-видимому, за счет всасывания воды. У Сумчатых наблюдается истинное живорождение, но беременность продолжается недолго, и молодые животные рождаются сильно недоразвитыми. Зародыши свободно располагаются в полости матки и всасывают питательную жидкость (эмбриотроф, или маточное молоко), выделяемое железами матки. Только у Бандикутов к концу эмбрионального развития возникает более тесный контакт со стенкой матки, который можно рассматривать как примитивную плаценту.

Питание зародыша происходит у Сумчатых с помощью тех же провизорных органов, что и у Рептилий, т. е. хориона, желточного мешка и аллантоиса. Эти органы формируются в основных чертах так же, как у *Sauropsida*, но имеют некоторые своеобразные черты. Первая из них заключается в том, что передняя амниотическая складка состоит только из эктодермы, и потому значительная часть уже сформированного амниона и хориона не имеют мезодермальной подкладки (рис. 130, А). Вторая особенность развития Сумчатых касается желточного мешка, который достигает очень больших размеров (у *Didelphis* он почти полностью подстилает хорион). Именно желточный мешок с его обширным сосудистым полем играет главную роль в питании

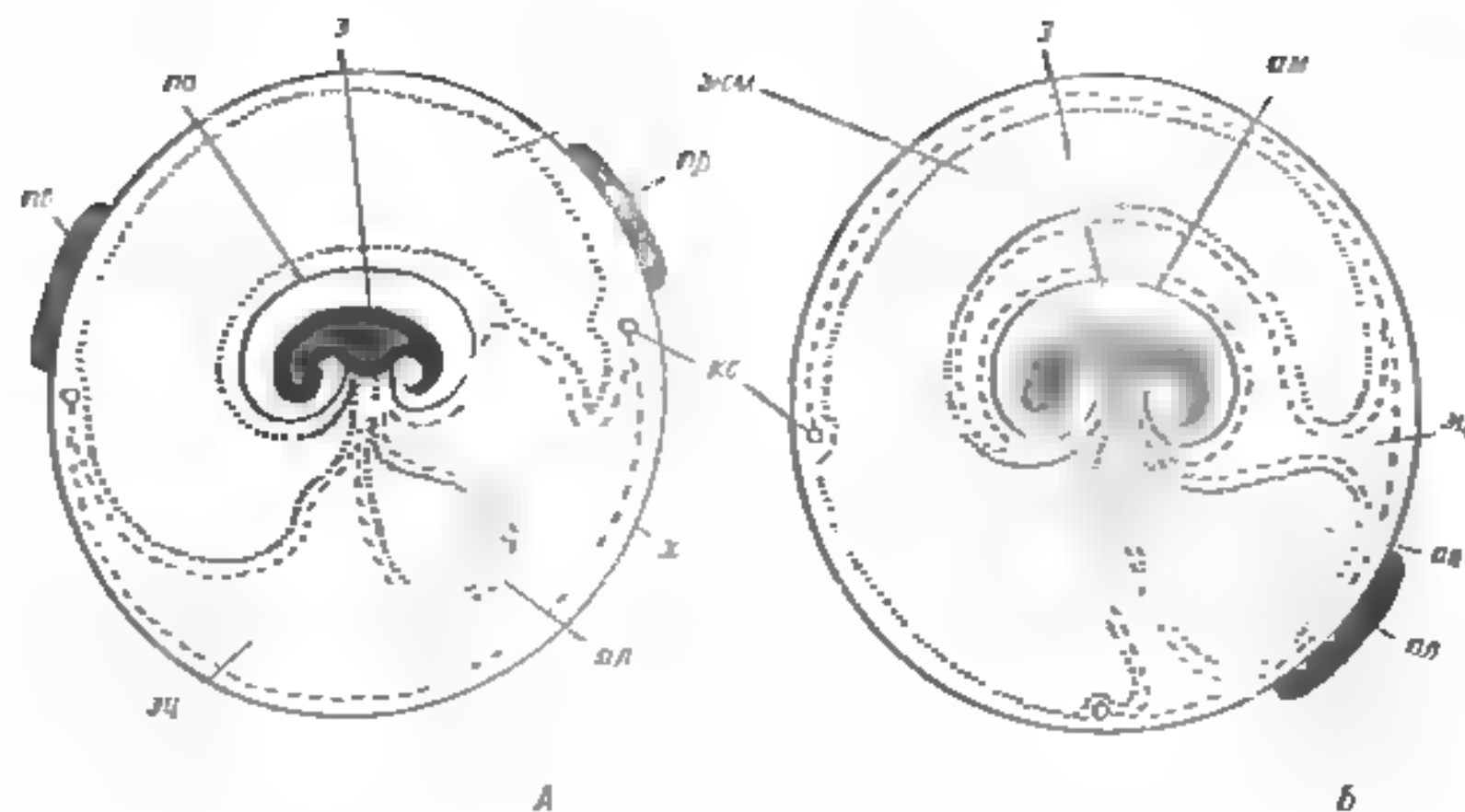


Рис. 130. Провизорные органы у Сумчатых (по: Starck, 1956).

А — Сумчатая куница (*Dasyurus*), Б — Бандикут (*Isoodon*). ал — аллантоис, ам — амнион, жсм — желточный мешок, з — зародыш, кс — красный синус, па — проамнион, пл — плацента, пр — места прикрепления хориона к стенке матки, х — хорион, эц — эксоцелом.

зародыша. Аллантоис обычно остается маленьким и лишь у немногих видов приходит в соприкосновение с хорионом. Иногда в эктодерме хориона образуются дискообразные или кольцообразные области, состоящие из более высоких клеток, с помощью которых зародыш прикрепляется к стенке матки.

У Бандикутов (*Perameles nasuta*, *P. gunni*, *Isoodon obesulus*) формируется плацента аллантоидального типа. Аллантоис получает более сильное развитие и срастается с хорионом. После этого в последнем различаются дискообразная область хориоаллантоиса, область, связанная с сосудистым полем желточного мешка, и область „двуслойной омфалопневры“, в которой между эктодермой хориона и энтодермой желточного мешка мезодермальной прослойки нет (рис. 130, Б). По описаниям Флинна и Хилла (Flynn, 1923; Hill, 1948), эктодермальный слой хориона, который теперь можно назвать трофобластом, подле аллантоиса утолщается; в нем различается глубокий слой, в котором сохраняются клеточные границы (цитотрофобласт), и поверхностный синцитиальный слой. Постепенно весь трофобласт становится синцитиальным. Эпителий матки в месте контакта с зародышем тоже приобретает синцитиальное строение, и в него проникают кровеносные сосуды. Он особенно толст в области хориоаллантоиса — здесь оба синцития (материнский и фетальный) сливаются, но в нем хорошо различаются по размерам и структуре ядра материнского и фетального происхождения. Капилляры аллантоиса подходят к поверхности синцития, под которым находятся капилляры матери. У высших Млекопитающих плацента такого (эндотелио-эндотелиального) типа не встречается.

Зародыш Placentalia, попав в матку, освобождается от zona pellucida и вступает в тесную связь с тканями матки (имплантируется). У Мышей и Крыс имплантация происходит на стадии ранней бластоцисты, у Креника гораздо позже — на стадии головного отростка. Имплантация называется поверхностной, если зародыш остается лежать в просвете матки, или интерстициальной, если он более или менее глубоко внедряется в слизистую оболочку матки (эндометрий). В последнем случае трофобласт выделяет протеолитические ферменты, которые вызывают частичное разрушение эндометрия. В процессе имплантации активную роль играет также и организм матери (чем живорождение существенно отличается от эмбрионального паразитизма, с которым его иногда сравнивают). После овуляции опустевший яйцевой фолликул

превращается в железу внутренней секреции („желтое тело“) и выделяет прогестерон, под влиянием которого ткани матки разрыхляются, усиливается ее кровоснабжение и секреция маточных желез. Эти изменения эндометрия значительно облегчают имплантацию зародыша. Прогестерон необходим и для сохранения беременности. При удалении желтых тел у беременной крольчихи происходит выкидыш. Кроме того, этот гормон стимулирует развитие млечных желез и задерживает наступление новой овуляции.

Зародышевую часть плаценты составляют трофобласт с подстилающей его мезодермой и кровеносные сосуды, которые могут происходить от желточного мешка или аллантоиса. Желточная плацента формируется и временно функционирует у Насекомоядных, Грызунов и Хищников, но потом она обычно замещается аллантоидальной плацентой. Только у Собаки и некоторых других Хищников она сохраняется до конца беременности, но играет в питании зародыша лишь второстепенную роль. Иногда (у некоторых Насекомоядных, Грызунов, Броненосцев и у Кролика) наблюдается инверсия желточного мешка, которая состоит в том, что абэмбриональная стенка бластоцисты разрушается, а примыкающая к зародышу стенка желточного мешка выворачивается и приходит в соприкосновение со слизистой матки. Иногда при этом образуются энтодермальные ворсинки, в которые входят кровеносные сосуды. Такая „плацента вывернутого желточного мешка“ наблюдается у *Solenodon* (Insectivora; Wilocki, 1940) и Кролика (см.: Starck, 1959; Panigel, 1982).

Иное применение находит желточный мешок у некоторых Chiroptera — у *Pteropus* он утрачивает просвет и становится паренхиматозным органом, которому приписывают эндокринную функцию (см.: Panigel, 1982).

Аллантоидальная плацента свойственна всем Высшим млекопитающим, хотя энтодермальная часть этого органа может оставаться в рудиментарном состоянии (это, в частности, характерно для Приматов).

В трофобласте обычно различается базальный слой цитотрофобласта и периферический слой синцитиального плазмодиотрофобласта. В цитотрофобласте наблюдаются митозы, а в плазмодиотрофобласте — полиплоидия и неправильная фрагментация ядер. На поверхности трофобласта образуются выросты (ворсинки), по форме и расположению которых различается несколько анатомических типов плаценты: диффузная плацента (свойственна Свиньям, Китообразным, Лемурам), которая характеризуется равномерным распределением ворсинок на поверхности хориона, котиледонная плацента (у Коров, Овец и Коз), в которой ворсинки располагаются группами или разветвленными пучками, зонарная плацента, опоясывающая плодный мешок кольцом (у Хищных, Ластоногих, Хоботных), и дискоидальная плацента (у большинства Насекомоядных, Грызунов, Приматов и Человека). Ворсинки трофобласта нередко имеют неправильную форму и сливаются друг с другом, образуя губчатую ткань, в полости которой проникает материнская кровь; такая плацента называется лабиринтной.

Гроссе (Grosset, 1909) предложил классификацию плацент Высших млекопитающих, основанную на гистологических отношениях между хорионом и материнскими тканями. Он различает плаценты четырех типов.

1) Эпителиохориальная плацента (или полуплацента), в которой ворсинки трофобласта входят в углубления в стенке матки, выстланные неповрежденным эпителием. При родах ворсинки легко извлекаются из этих углублений („как пальцы из перчатки“). Такая плацента свойственна Свинье, Лошади, Корове, Гиппопотаму, Китообразным, Лемурам.

2) Синдесмохориальная плацента — эпителий матки разрушается, и ворсинки трофобласта проникают в соединительную ткань (у многих Жвачных).

3) Эндотелиохориальная плацента — трофобласт контактирует с эндотелием капилляров матки (у Землероек, Рукокрылых, Хищных).

4) Гемохориальная плацента — стенки сосудов эндометрия частично разрушаются и возникают заполненные кровью лакуны, в которые погружены порсинки трофобласта (у многих Насекомоядных, Грызунов, Хоботных, Приматов и Человека). Моссман (Mossman, 1937) описал еще одну форму плаценты — гемозидотелиальную, которая представлена у Зайцеобразных и характеризуется тем, что из-за частичного разрушения трофобласта материнской кровью омывается эндотелий сосудов зародыша.

Из этого обзора видно, что во внутренних слоях стенки матки, составляющих материнскую часть плаценты (decidua), во время беременности происходят значительные изменения. Когда эти изменения особенно глубоки, эти части эндометрия при родах отторгаются и выталкиваются из тела. Поэтому они получили название отпадающей плаценты, а сами животные по этому признаку делятся на обладающих отпадающей плацентой (Deciduata) и не обладающих ею (Indeciduata).

Как справедливо отмечает Штарк (Starck, 1959), морфологическая сложность структуры (в данном случае — плаценты) не всегда соответствует ее функциональной эффективности. Так, у Коровы плацента относится к примитивному эпителиохориальному типу, а у Человека — к более совершенному гемохориальному типу, в обоих случаях беременность продолжается приблизительно 280 дней. Тем не менее новорожденный теленок весит в среднем 35 кг и обладает координированными движениями, а ребенок — всего 3,2 кг и еще совершенно беспомощен. По-видимому, плаценты разных животных отличаются не только анатомически и гистологически, но и по характеру биохимических процессов, участвующих в осуществлении трофической функции (Субботин, Донских, 1978).

Говоря о функциях трофобласта, нельзя обойти молчанием и его эндокринную роль. У некоторых видов (Морской свинки, Лошади, Человека), начиная с определенного срока беременности, функция выделения прогестерона и других гормонов переходит от желтого тела к плаценте (Кириенблат, 1971). По мнению Шмидта (1976, 1977), важным эволюционным приобретением Плацентарных млекопитающих является возникновение собственной эндокринной системы плода, которая способствовала удлинению сроков беременности и рождению более сформированных детенышей.

Все, что касается эмбриологии Высших млекопитающих и Человека, представляет интерес и с медицинской точки зрения, но мы коснемся лишь проблем общебиологического и эволюционного характера. Согласно общепринятой точке зрения, Млекопитающие произошли от древних Рептилий, развитие которых, по всей вероятности, протекало в основных чертах так же, как у большинства современных представителей этого класса. Существование яйцекладущих Однопроходных не оставляет сомнения в том, что живорождение Млекопитающих возникло независимо от такового Рептилий. Преимущества этой формы размножения особенно возросли у Млекопитающих благодаря их теплокровности. В то же время выработка совершенных форм плацентации несомненно сильно способствовала биологическому прогрессу этой группы (можно только удивляться тому, что Северцов, говоря о происхождении Mammalia, относит к числу ароморфозов изменения в строении зубов, органов дыхания и кровообращения, кожи и т. д., но не упоминает изменений в структуре и функции репродуктивной системы). Должно быть, не случайно яйцекладущие Monotremata являются в настоящее время лишь небольшой реликтовой группой.

Изменения в биологии размножения, произошедшие в начале эволюции Млекопитающих, оказали большое влияние на характер эмбрионального развития и особенно на строение и функцию провизорных органов. Яйца стали мелкими, желток в них практически исчез, дробление стало полным. Желточный мешок, утративший свою первоначальную функцию переработки желтка, благодаря наличию в его стенках хорошо развитой сети кровеносных сосудов оказался способным участвовать в образовании плацентарных структур; в то же время он сохранил важную функцию

первичного органа кроветворения. Аллантоис тоже перестал служить почкой накопления и вошел в состав плаценты. Участие желточного мешка и аллантоиса в формировании плаценты было подготовлено респираторной функцией этих органов у Sauropsida.

Значение амниона в развитии Млекопитающих осталось, по-видимому, мало измененным, но зато резко возросло функциональное значение хориона, эктодермальный слой которого превратился в трофобласт. Он играет важную роль в процессе имплантации, участвует во всасывании питательных веществ, а его клетки иногда даже проявляют фагоцитарную активность. Сам способ формирования эмбриональных оболочек тоже подвергся значительным изменениям. У Monotremata и Marsupialia амнион и сероза образуются, как и у Sauropsida, из амниотических складок, а у Placentalia вряду с таким плектамнионом встречается и схизамнион, а также различные промежуточные формы. Образование амниотической полости путем кавитации, т. е. схизоцельным способом, можно трактовать как результат вторичного упрощения этого процесса. Существование разных способов развития амниона Моссман (Mossman, 1937) связывает с разными типами имплантации: при поздней и поверхностной имплантации образуются амниотические складки, а при ранней интерстициальной имплантации происходит кавитация.

У Млекопитающих наблюдаются и характерные изменения в хронологии различных процессов развития, в том числе тенденция к более раннему формированию провизорных органов, сходная с таковой у паразитических Перепончатокрылых. Так, например, у Грызунов успевает развиться эктоплацентарный конус, амнион и желточный мешок, прежде чем появятся первичная полоска и зачатки дефинитивных органов. По-видимому, более примитивными следует считать такие отношения, когда эта гетерохрония выражена не так резко, т. е. имплантация и образование провизорных органов происходят сравнительно поздно.

Возникновение и функциональную обусловленность характерных особенностей эмбрионального развития Млекопитающих негрудно понять, если исходить из общепринятых представлений о происхождении этих животных. Однако на этот счет существуют и иные точки зрения, одна из которых принадлежит Губрехту (Hubrecht, 1908, 1912). Этот автор, известный еще ранее выдвинутой им гипотезой происхождения Хордовых от Немертин, высказывает не менее оригинальные взгляды и на происхождение Млекопитающих. По его мнению, предками Млекопитающих были какие-то живородящие Амфибии с голобластическим типом развития. Трофобласт Губрехт сравнивает с провизорными личиночными оболочками эктодермального происхождения, свойственными некоторым Беспозвоночным (например, пилидии Немертин и личинкам *Sipunculus nudus*, — см. ниже). Такая оболочка якобы уже имела у первых Позвоночных, она представлена перидермой Костистых и некоторых других рыб, ей соответствует наружный пигментированный слой эктодермальных клеток Амфибий. Эта оболочка выполняла первоначально защитную или локомоторную функцию, но потом она стала клейкой (почему?), что способствовало задержке зародыша в теле матери и возникновению живорождения. Далее, по Губрехту, эта оболочка стала у Млекопитающих трофической и разделилась на два слоя — хорион и амнион. Это обусловлено тем, что трофобласт отошел от эмбриобласта и между ними возникла первичная амниотическая полость. Затем из-за сильного расширения экзоцеломатической зародышевой полости отогнулись кверху и образовали свод амниотической полости. Еще позднее выработался способ развития амниона с помощью амниотических складок.

Желточный мешок Губрехт считает частью эктодермы, которая обособилась как отдельный орган специально для выполнения кроветворной функции, а первичной функцией аллантоиса была трофическая. Сначала это был просто тяж соединительной ткани, по которому проходили кровеносные сосуды от зародыша к трофобласту (как

у современных Приматов), и лишь позднее в него проник энтодермальный ливертикул. *Sauropsida* и *Monoitremata* произошли, по мнению Губрехта, от общих предков с Млекопитающими, у которых уже имелись перечисленные выше провизорные органы, но, так как они перешли от живорождения к откладке богатых желтком яиц, желточный мешок сделалсяместилищем желтка и вместе с аллантоисом стал служить органом дыхания.

Трудно удержаться от замечания, что это совершенно беспочвенное умозрительное построение. Тем не менее оно имело своих сторонников и в сравнительно недавнее время. Идею, что перанчные *Amniota* были живородящими и имели бедные желтком яйца, поддерживал также Ланге (*de Lange*, 1923, 1924, 1933, — цит. по: *Goetz*, 1937, и *Blütschli*, 1937), по мнению которого Плацентарные млекопитающие произошли непосредственно от яйцеживородящих Амфибий, эмбриональные оболочки возникли после образования плаценты, а меробластический тип развития *Sauropsida* и *Monoitremata* вторичен (по: *Starck*, 1959). Блюнчли и Гетц (*Blütschli*, 1937; *Goetz*, 1937, 1938) тоже допускают, что все *Amniota* произошли от живородящих плацентарных предков, первичным способом возникновения амниотической полости они считают кавитацию.

К выводу о примитивности схизоцельного способа образования амниона пришел также Хорст (*Horst*, 1945), хотя он исходит из идеи, прямо противоположной Губрехтовской, что трофобласт появился у Плацентарных млекопитающих как новообразование, не имеющее своего гомолога у нижестоящих животных (даже у Сумчатых).

Едва ли стоит входить в детальный разбор представлений упомянутых выше авторов, можно ограничиться лишь немногими замечаниями самого общего характера, касающимися эволюционных отношений внутри группы *Amniota*. Соображения Губрехта и его сторонников относительно происхождения различных провизорных органов совершенно неубедительны. Гроссе (*Grosser*, 1941) справедливо отмечает, что такие признаки Млекопитающих, как формирование развернутого дискообразного зародыша с первичной полоской и развитие сердца из парного зачатка, могли возникнуть только на меробластической основе. Возможность перехода от высокоспециализированного плацентарного живорождения к откладке богатых желтком яиц совершенно неправдоподобна, так как означала бы отказ от больших биологических преимуществ. Во всяком случае, современная эмбриология, располагающая обширными фактическими материалами, примеров такого рода ни в одной группе животных не знает. В то же время палеонтологические данные свидетельствуют о происхождении Млекопитающих от вымерших в Триасе Рептилий из группы *Theriodontia*.

Как сообщает Татаринцев (1987), процесс „маммализации“ — выработки в ходе эволюции Териодонтов характерных признаков организации Млекопитающих изучен довольно хорошо и протекал параллельно в различных эволюционных линиях. Трактовка этого эволюционного процесса в обратном направлении (от Млекопитающих к Рептилиям) невозможна, так как палеонтология располагает достаточно надежными критериями хронологической последовательности событий.

Обратимся к более частному вопросу об эволюции плацентарных структур у Млекопитающих. Естественно предположить, что первичными были менее тесные отношения между зародышем и матерью, при которых эндометрий остается неповрежденным. Поэтому большинство авторов (*Grosser*, 1909; *Hill*, 1932; *Mossman*, 1937; *Starck*, 1959, и др.) согласны в том, что самой примитивной следует считать эпителиохориальную плаценту с диффузным расположением ворсинок, а все остальные типы плаценты гораздо более специализированны.

Моссман (*Mossman*, 1937) в своей очень содержательной и интересной сводке рассматривал все имевшиеся в его время литературные данные о провизорных органах Млекопитающих. Исходя из представления, что эти органы подвержены селективной адаптации к условиям внешней среды лишь в слабой степени и потому довольно консервативны, он положил их в основу построенных им филогенетических схем для

всего класса Млекопитающих, а также для некоторых отрядов и семейств. То обстоятельство, что эти схемы в некоторых частях не совпадают с существующими филогенетическими представлениями (Лемуры, например, оказались ближе к Копытным, чем к Приматам), заставляет, по мнению Моссмана, внести в эти представления соответствующие коррективы. С другой стороны, Штарк (*Starck*, 1959), критикуя Моссмана, упрекает его в том, что он слишком переоценивает филогенетическое значение провизорных органов и, наоборот, недооценивает возможность явлений параллельной эволюции и вторичного упрощения их структуры.

Изложенные выше материалы показывают, что плацентарное живорождение возникло у Позвоночных многократно и независимо даже внутри отдельных классов и отрядов. Можно наметить несколько основных этапов на пути перехода от яйцеживорождения к живорождению плацентарного типа. На первом этапе единственным источником питания зародыша является желток, но появляются приспособления, обеспечивающие газообмен, затем эти приспособления начинают доставлять и дополнительное питание, приобретая черты плаценты (на этом этапе эволюции остановились многие Рептилии), а на заключительном этапе ливертотрофное питание полностью заменяется плацентарным.

Лишь в сравнительно редких случаях органы, составляющие фетальную часть плаценты, возникают как новообразование (таков, например, эктотроф Асидии *Hypsistozoa*), чаще в состав плаценты входят какие-то ранее существовавшие органы. у Аплампа таким органом иногда служит желточный мешок, а у *Amniota* — хорион, к которому изнутри примыкают желточный мешок или аллантоис, обеспечивающие кровоснабжение плаценты. Использование в плаценте Рептилий и Млекопитающих одних и тех же провизорных органов, выполнявших ранее иные функции, может служить ярким примером параллелизма.

В заключение этой главы следует отметить, что эмбриональные адаптации относятся, по Северцову (1939), к категории регулирующихся изменений онтогенеза и практически не оказывают влияния на окончательное строение животных; следы различных провизорных органов (к числу которых относится, например, пупок Млекопитающих) сохраняются очень редко.

Глава VI

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ, ЛИЧИНКИ И МЕТАМОРФОЗ

Введение

Постэмбриональный период развития начинается в тот момент, когда молодое животное покидает яйцевые оболочки (а в случае живорождения выходит из тела матери) и начинает вести самостоятельный, более или менее активный образ жизни. Деление онтогенеза на эмбриональный и постэмбриональный периоды довольно условно. У большинства *Hydrozoa*, например, яйцевых оболочек вообще нет и развитие протекает прямо в воде; в этом случае считается, что зародыш становится личинкой, когда на его поверхности появляются реснички и он начинает плавать. У многих *Polycheta* яйцевая оболочка не сбрасывается, но она пронизана порами, через которые сформировавшаяся под ней личинка высовывает реснички. Иногда вышедшие из первичной оболочки личинки остаются на некоторое время внутри яйцевых капсул или студенистых масс кладки, становятся подвижными и даже пожирают задержавшихся в своем развитии зародышей (такая аделъфофагия наблюдается, например, у *Polycheta* из сем. *Spionidae*, — Hannerz, 1956).

Начало постэмбрионального развития не приурочено к какой-то определенной морфологической стадии, иногда из яйца выходит ресничная бластула, а иногда — почти вполне сформированное животное. Первоначально эмбриональный период был очень коротким (у многих *Hydrozoa* он включает в себя только дробление яйца), но в процессе эволюции происходило постепенное его удлинение путем включения в него стадий, которые раньше были постэмбриональными. Такая эмбрионизация дает то преимущество, что из яйцевых оболочек (или из тела матери) выходит организм, более подготовленный к самостоятельному существованию, что увеличивает его шансы на выживание. Это делает возможным уменьшение количества производимых яиц, но требует лучшего обеспечения зародыша питательными материалами.

Реже наблюдается противоположный процесс дезэмбрионизации — укорочения эмбрионального периода и рождения сильно недоразвитых молодых животных. Дезэмбрионизация всегда бывает сопряжена с какими-то особыми условиями жизни. Так, у некоторых паразитических червей действует „закон большого числа яиц” (см.: Погель, 1962), который проявляется в том, что количество производимых яиц увеличивается за счет уменьшения их размеров. При этом у паразитических плоских червей количество желточных клеток в яйцевых капсулах сильно сокращается (до 1–2 у некоторых *Cestoda*), вследствие чего из яйца развивается личинка упрощенного строения. Такая стратегия размножения выработалась из-за того, что осуществление спячного жизненного цикла связано с гибелью большого количества личинок и лишь немногие из них достигают взрослого состояния.

Другой пример дезэмбрионизации дают некоторые *Naездники*, зародыши которых развиваются в теле других *Насекомых*, т. е. в питательной среде. Для использования этих питательных ресурсов у одних видов сероза приобретает свойства трофической оболочки, а у других (например, у *Prestwichia*, — см. с. 278) происходит „преждевременное” вылупление личинки, у которой хорошо развита и функционирует только пищеварительная система. Но у *Наездников* количество откладываемых яиц по сравнению с другими *Насекомыми* сильно сокращено, что стало возможным благодаря изощренным инстинктам, помогающим самке найти и заразить подходящего хозяина; это тоже обеспечивает выживание количества потомков, достаточного для поддержания численности вида.

Различаются два типа постэмбрионального развития — прямое и непрямое, или личиночное (сопровождающееся метаморфозом). В первом случае на свет появляется так называемая ювенильная форма — существо, уже обладающее основными чертами плана строения взрослого животного, и постэмбриональное развитие сводится к росту (иногда — к увеличению количества сегментов) и завершению развития половой и некоторых других систем органов. Развитие всегда включает в себя смену морфологических и физиологических состояний, но термин „метаморфоз” употребляется в тех случаях, когда при этом происходят особенно резкие изменения, часть существовавших ранее структур уничтожается, а другие структуры, остававшиеся в зачаточном состоянии, быстро завершают свое развитие; метаморфоз часто представляет собой зигзаг, нарушающий плавное течение развития. При непрямом развитии из яйцевых оболочек выходит личинка — *larva*, что буквально означает „маска” и подчеркивает ее отличия от взрослого животного. Эти отличия иногда сводятся к большой простоте и незавершенности организации (таковы, например, бластулообразные личинки, свойственные многим морским беспозвоночным), но часто имеются и специальные личиночные признаки адаптивного характера, которые исчезают при метаморфозе. Метаморфоз включает в себя процессы прогрессивного развития и регресса, соотношение которых в разных случаях различно; чем больше специализирована личинка, тем более глубокой реорганизации она подвергается. Если преобладают прогрессивные процессы и метаморфоз протекает медленно, его называют эволютивным, если же он завершается за несколько часов или даже минут и сопровождается разрушением большого количества личиночных структур, метаморфоз называют некробиотическим и катастрофическим. Бурке (Burke, 1983с) характеризует метаморфоз как быструю последовательность необратимых процессов развития, приводящую к дефинитивной организации. Способность к прохождению метаморфоза (компетентность) появляется после подготовительного периода роста и развития, но его начало индуцируется внешними стимулами, специфическими и различными у разных видов (Chia, Burke, 1978; Müller, 1979).

Личиночная стадия выполняет различные биологические задачи. У донных морских животных, ведущих прикрепленный или малоподвижный образ жизни, это прежде всего функция расселения. Как показал Шелтема (1981), виды с „пелагической” личинкой (обеспечивающей большой радиус расселения) бывают адаптированы к разнообразным условиям, имеют широкий ареал распространения и длительную палеонтологическую историю, а виды, не имеющие пелагической стадии, обладают ограниченным ареалом и короткой историей. Однако при длительном пелагическом периоде большая часть личинок погибает из-за неблагоприятных внешних условий или уничтожается хищниками, лишь немногие из них успешно завершают метаморфоз. Поэтому животные с таким типом постэмбрионального развития вынуждены производить большое количество мелких, бедных желтком яиц, из которых выходят планктотрофные личинки.

Другой не менее важной функцией многих пелагических личинок является выбор подходящего места для оседания на дно (особенно у прикрепленных животных),

а у паразитов это функция нахождения и заражения хозяина. Поэтому часто получают сильное развитие личиночные органы чувств (механо-, хемо- и фоторецепторы). Иногда (например, у личинок Насекомых) на первый план выходит функция питания и накопления запасных питательных веществ, которые позднее расходуются на развитие половых продуктов.

Пелагические личинки водных животных с физиологической точки зрения делятся на планктотрофных и лецитотрофных. Планктотрофные личинки питаются мелкими планктонными организмами, а источником энергии у лецитотрофных личинок служит желток, не истраченный во время эмбрионального развития. Следует различать первичную лецитотрофию и вторичную. В первом случае в теле личинки содержится немного желтка, и она не питается только потому, что органы пищеварения у нее еще не сформированы. К этой категории относятся бластулообразные личинки, паренхимулы и планулы, свойственные многим низшим Metazoa. Вторичная лецитотрофия возникает в результате вторичного увеличения количества желтка, которого хватает для достижения зародышем более высокой стадии морфологического развития и для обеспечения пелагической жизни (обычно непродолжительной). У вторично-лецитотрофных личинок пищеварительная система тоже остается недоразвитой из-за того, что энтодермальные клетки являются главным хранилищем желтка и служат для его переработки. Как отмечает Касьянов (1981, 1989), репродуктивная стратегия с лецитотрофной личинкой связана с меньшими энергетическими затратами.

Для более примитивных Metazoa (Porifera, Cnidaria) характерны первично-лецитотрофные личинки, но у большинства морских беспозвоночных пелагический период жизни удлинился и личинки стали планктотрофными; некоторые из них перешли позднее к вторичной лецитотрофии.

Прямое или непрямое постэмбриональное развитие, наличие планктотрофной или лецитотрофной личинки, длительность пелагического периода и т. д. являются важными элементами репродуктивной стратегии и коррелятивно связаны с характером оогенеза и эмбрионального развития (см.: Касьянов, 1981, 1986, 1991; Шелтема, 1981; Hines, 1986; Strathmann, 1986, и др.).

Существуют различные мнения о происхождении личиночной стадии и метаморфоза. Старые авторы были склонны придавать личинкам большое рекапитуляционное значение. Так, Мэк Брайд (Mac Bride, 1914a) полагал, что моллюсковая личинка, пиллидий и трохофора с большими или меньшими вторичными изменениями воспроизводят организацию ктенофорного предка Polycladida, Nemertini и Polychaeta. Но современные эмбриологи в этом отношении более осторожны.

Иванов (1937) определяет личинку как „организм, вынужденный на более или менее ранних стадиях развития приспособиться к условиям свободного существования путем ранней дифференцировки необходимых для этого специальных личиночных органов” (Иванов, 1937, с. 95). „...Развитие с личинкой является вторичным по отношению к прямому развитию, так как разница между преждевременной дифференцировкой отдельных органов и образованием личинки только количественная; известная стадия превращается в личинку потому, что значительная часть органов этой стадии подверглась преждевременной дифференцировке” (там же, с. 735). Причиной возникновения личиночной стадии является, по мнению Иванова (1945), недостаточное для завершения развития количество желтка.

Имидт (1951) считает понятие преждевременной дифференцировки неудовлетворительным и делает акцент на существовании специальных личиночных органов, для которых предлагает понятие „вставочный морфогенез”. По мнению Иванова (1955), „личиночные формы выработались как «вставочные» стадии в онтогенезе донных организмов, обеспечивающих питание зародыша в более благоприятных для него пелагических условиях существования” (с. 161).

Серебровский (1973) рассматривает метаморфоз как результат „агрессивного усложнения онтогенеза, возникшего для преодоления противоречия между „началом” и „концом” развития. Сущность этого противоречия он видит в том, что на ранних и поздних стадиях развития организму приходится решать разные биологические задачи, мутации, полезные на одних стадиях, могут быть вредными на других, „при способительная эволюция «начала» должна мешать... эволюции «конца»” (с. 21), а благодаря возникновению метаморфоза ранние и поздние стадии развития могут адаптироваться и эволюционировать в разных направлениях.

Справедливость этих соображений достаточно очевидна, но это не означает, что прямое развитие всегда примитивнее развития с метаморфозом. Возможно, развитие гипотетической Фагоцителлы было примитивным, но у наиболее примитивных современных Metazoa (Porifera, Cnidaria) уже наблюдается метаморфоз. Прямое развитие характеризует лишь специализированные или далеко продвинувшиеся по пути эволюции группы (например, Нематод, Головоногих моллюсков, Олигохет и Пиявок среди Кольчатых червей, Членистоногих, высших Позвоночных). Переход от метаморфоза к прямому развитию чаще всего происходит путем эмбрионизации личиночной стадии. Правда, при этом, с точки зрения Серебровского, возникает новое противоречие между эмбриональной и постэмбриональной стадиями, но происходящие в момент рождения морфофункциональные изменения метаморфозом не называют.

Можно согласиться с тем, что формирование специальных личиночных органов, не свойственных взрослому животному, является вторичной вставкой в морфогенез, но это не относится к самой личиночной стадии, которая присуща самым примитивным Metazoa и часто не питается. По-видимому, более прав Ежиков, который считает развитие с метаморфозом для Metazoa первичным; по его мнению, „существо личинки заключается не в наличии приспособлений, отличающих ее от взрослой формы, а в эмбриональном характере ее организации” (Ежиков, 1939, с. 261–262); поэтому „молодые формы, которые имеют в основном организацию взрослых животных и отличаются от последних величиной тела, наличием незначительных признаков недоразвития и немногочисленными приспособлениями, отсутствующими во взрослом состоянии” (там же), Ежиков предлагает называть нимфами. „Метаморфоз есть первичный для многоклеточных тип развития; он сохраняется, где это выгодно, в других же случаях молодые стадии развития изолируются от среды под защиту яйцевых оболочек, коконов, выводных путей тела матери, выводковых камер и т. д., и получается другой тип развития, который мы назвали скрытым развитием или «криптометаболней»” (там же, с. 263).

Близкой точки зрения придерживается и Егерстен (Jägersten, 1972), который полагает, что первичному Метазоону (Билатерогастрее) был присущ пелаго-бентический жизненный цикл, включающий в себя стадию пелагической ресничной личинки и стадию ведущего донный образ жизни взрослого животного; при этом на пелагической и донной фазе жизненного цикла морфологические различия могли отсутствовать. Эти представления нетрудно согласовать и с теорией Фагоцителлы, если допустить лишь одну поправку — жизненный цикл Фагоцителлы был голопелагическим, а пелаго-бентический цикл возник только после перехода низших Многоклеточных животных (Губок, Книдарий, Плоских червей) к донному образу жизни. Возникших таким путем ресничных личинок можно считать первичными, хотя некоторые из них достигли в процессе эволюции высокой степени специализации, но существуют также вторичные личинки, которые получают в результате возникновения специальных личиночных признаков у ювенильной формы. Такие личинки присущи преимущественно более высоко организованным животным (некоторым Членистоногим и Хордовым).

В процессе эволюции личинки могут не только возникать, но и исчезать, что чаще всего бывает обусловлено эмбрионизацией, — стадия личинки начинает протекать

внутри яйцевых оболочек, а специальные личиночные органы постепенно редуцируются. У большинства высокоорганизованных животных (Головоногих моллюсков, Членистоногих, Хордовых) первичные личинки бесследно исчезли.

Другой причиной утраты личиночной стадии может послужить неотения, при которой из-за раннего полового созревания и отпадения поздних стадий развития личинка становится дефинитивной стадией.

При рассмотрении личинок в связи с различными филогенетическими проблемами проявляется тройное к ним отношение: 1) иногда, как уже упоминалось, личинок трактуют в духе геккелевского биогенетического закона и видят в них прообраз предка; 2) при более современном понимании рекапитуляции предполагают, что личинки повторяют признаки личиночной стадии предка; 3) рассматривают личинку как онтогенетическую стадию, адаптированную к условиям существования, отличающуюся от таковой взрослого животного. При первом и втором подходе сходство личинок в двух сравниваемых группах животных расценивается как указание на их общее происхождение, при третьем это сходство объясняется конвергенцией, ничего не говорящей о родственных отношениях.

По мнению Козна и Масси (Cohen, Massey, 1983), следует различать личинки фило-типические и адаптивные. Филотипические личинки развиваются под контролем генотипа матери, в них проявляется характерный для данного типа основной план строения, что придает им филогенетическое значение, а адаптивные личинки имеют лишь ценогенетическое значение. К числу филотипических личинок эти авторы относят трохофору, диглевулу, науплиуса, а к числу адаптивных — ципривидную личинку и личинку Мух. Однако едва ли можно сомневаться в том, что в каждой личинке проявляются как филотипические, так и адаптивные черты, хотя в одних случаях преобладают первые, а в других — вторые.

Классификация личинок и обзор личиночных форм

Шмидт (1951, 1968) попытался создать классификацию типов эмбриогенеза (понимаемого как развитие вообще). Но эта классификация оказалась довольно путаной и непоследовательной. Так, развитие яйцекладущих *Amphioxa* Шмидт относит к личиночному (т. е. прямому) типу, а развитие Плацентарных млекопитающих — к личиночному типу на том основании, что источник питания у первых находится внутри яйцевых оболочек, а у вторых — вне их. Даже краткое изложение взглядов Шмидта потребовало бы много обширных критических замечаний (см.: Иванова-Казас, 1969), но я полностью согласна с этим автором в том, что следует различать первичные и вторичные личинки. Первичные личинки возникли на самых ранних стадиях эволюции Metazoa и являются составной частью пелаго-бентического жизненного цикла. Вторичные личинки имеют более позднее происхождение, которое было связано с проявлением различий в образе жизни и строении ювенильной формы и взрослого животного. Отличительной особенностью первичных личинок является ресничный способ плавания и относительная простота организации, но к концу пелагического периода (особенно при эволютивном метаморфозе) эти личинки постепенно приобретают черты дефинитивной организации, т. е. переходят в ювенильную фазу и становятся похожими на вторичных личинок.

Первичные личинки

Как первичные, так и вторичные личинки достигают иногда высокой степени специализации. Специализация первичных личинок проявляется прежде всего в дифференциации ресничного покрова — в образовании ресничных лучков, лент, колец различного назначения, а также в образовании личиночных органов нересничной природы. В процессе эволюции возникло несколько основных типов ресничных личинок, некоторые из них характерны для строго определенных типов животных. Перейдем к рассмотрению этих личиночных форм.

Ресничные бластулы и гастролы

Личинки такого типа характерны для *Porifera* и *Cnidaria*, но встречаются и у других водных Беспозвоночных. Самый примитивный тип метаморфоза среди современных Metazoa наблюдается у метагенетических Гидроидных полипов. У них сначала образуется жгутиконосная целобластула, затем происходит иммиграция энтодермы, заполняющей бластоцель, после чего личинка называется паренхимой. Еще позднее путем расхождения клеток энтодермы образуется гастральная полость, и личинка получает новое название планулы (рис. 131). Морфологически паренхимала и планула соответствуют стадии гастролы.

Ресничные бластулы и гастролы Губок и Книдарий обычно имеют удлинённую форму с ясно выраженной переднезадней полярностью, причем бластопор располагается на заднем конце.

На стадии планулы (или еще раньше) начинается гистологическая дифференциация. Так, у планулы *Phialidium* между экто- и энтодермой уже имеется базальная пластинка и различаются клетки разных типов: интерстициальные, стрекательные, нервные и несколько типов железистых клеток (Bodo, Bouillon, 1968). Но планула еще не имеет ротового отверстия, она первично-лецитотрофна.

Планулы Книдарий сначала держатся в поверхностных слоях воды и проявляют положительный фототаксис, что способствует их расселению. Некоторые виды проявляют разборчивость в выборе субстрата для прикрепления. Так, личинки *Hydractinia echinata* предпочитают прикрепляться к раковине Рака-отшельника, хотя могут проходить метаморфоз и после прикрепления к стенкам аквариума. Прикрепление осуществляется с помощью клейких выделений или с помощью „выстреливающих” кишечников. Последнее наблюдается у *Proboscicactyla flavicirrata* (Hydrozoa), которая живет как симбионт на краях трубки некоторых Полихет из сем. Sabellidae (см.: Chia, Bickell, 1978). Обычно планулы прикрепляются передним концом, после чего начинается формирование полипа. На апикальном конце прорывается ротовое отверстие, вокруг которого развивается кольцо щупалец; жгутики обычно исчезают, эпидерма выделяет на своей поверхности оболочку из органического вещества — перидерму, или тэку. Только после этого полип начинает питаться. Таким образом, метаморфоз Hydrozoa имеет преимущественно прогрессивный характер, единственная личиночная структура, которая подвергается редукции, это ресничный покров.

Личинки некоторых Гидроидов (например, *Turritopsis* и *Stomatoca*, — Brooks, Rittenhouse, 1907; Rittenhouse, 1910) прикрепляются ве передним концом, а боком и превращаются в так называемый столов, на котором развивается один или несколько полипов. В таких случаях прямая преемственность между продольной осью личинки и таковой полипа отсутствует.

У типогенетических Гидроидных полипов начальные стадии развития протекают внутри гонофоров, из которых выходят личинки на стадии паренхималы или планулы, т. е. уже наблюдаются первые шаги эмбрионизации. Особенно далеко заходит эмбрионизация у представителей рода *Tubularia*, у которых в гонофоре формируется

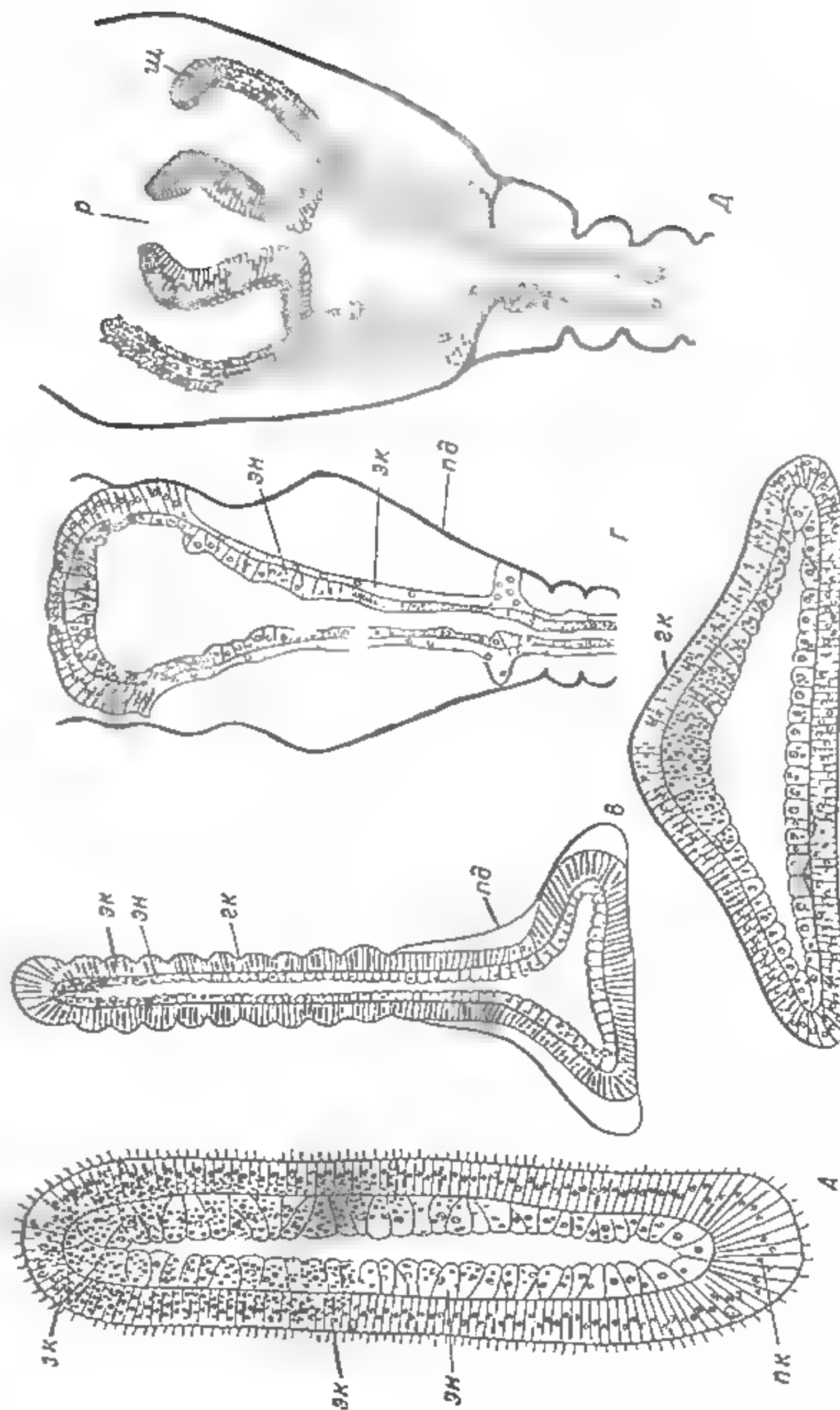


Рис. 131. Метаморфоз *Sertularia* (по: Kühn, 1914).

А — планула, Б и В — первые изменения после прикрепления, Г и Д — формирование гидранта. жк — гидростом, эк — эктодерма, эн — кишечник, пд — перидерма, р — рот, ш — щупальца, эк — эктодерма.

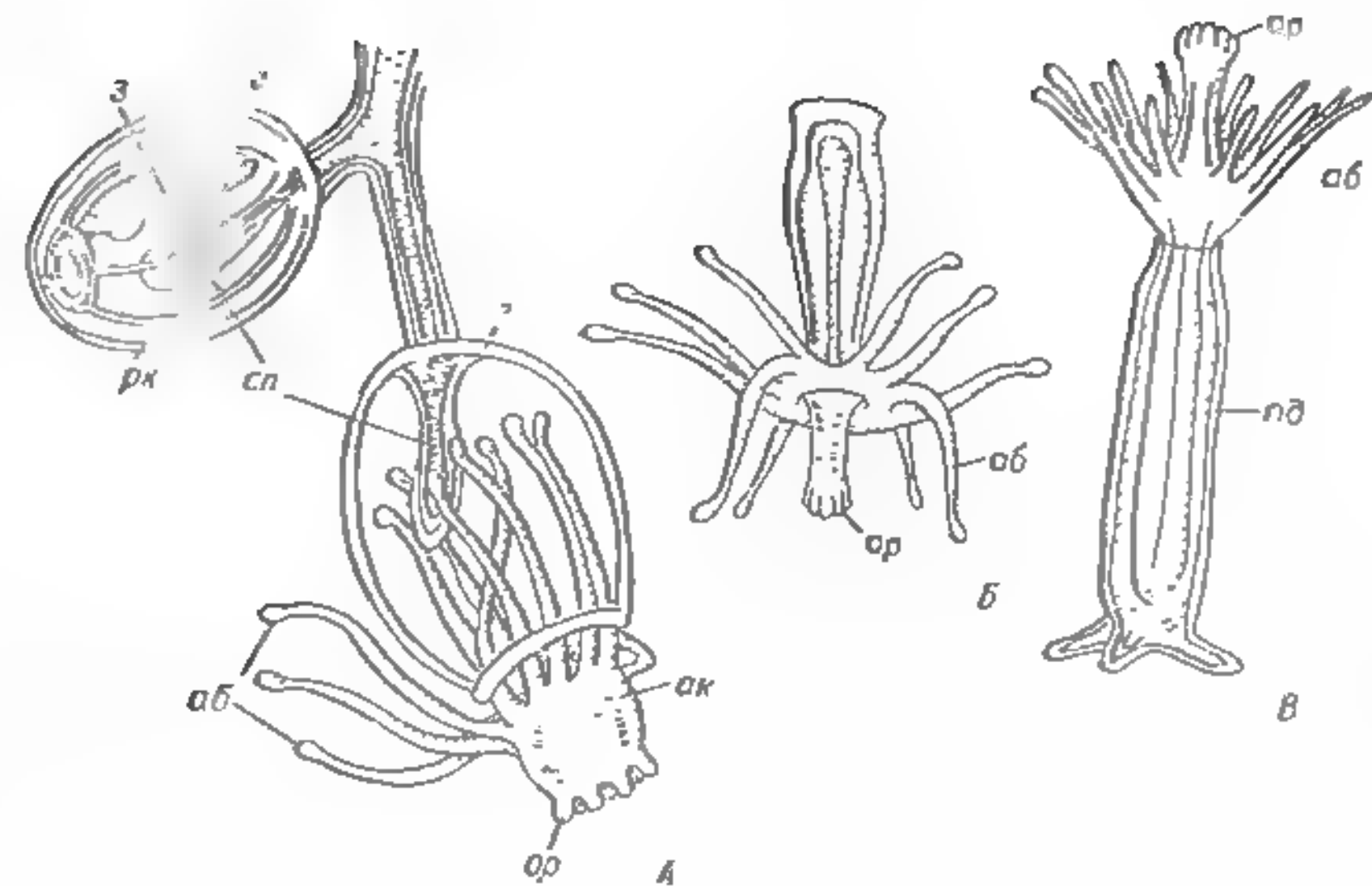


Рис. 132. Метаморфоз *Tubularia indivisa* (по: Mac Bride, 1914a).

А — выход актинулы из гонофора, Б — ползающая актинула, В — превращение актинулы в полип. аб — аборальные щупальца, ак — актинула, г — гонофор, з — зародыш, сп — спадикс, рк — радиальные каналы, ор — оральные щупальца, пд — перидерма.

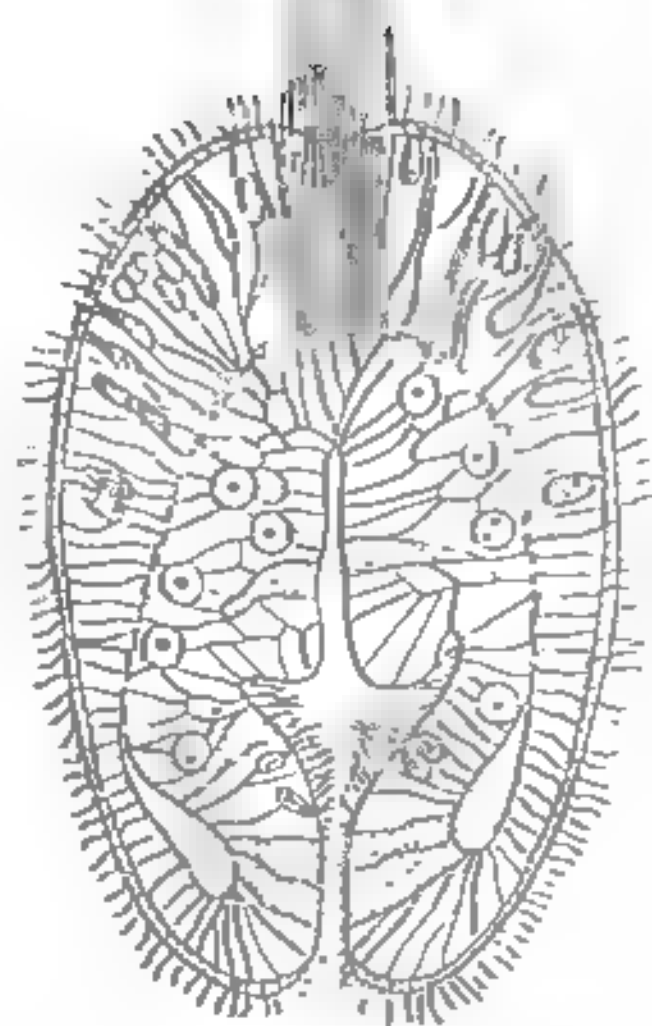
актинула, уже имеющая строение полипа, с зачатками оральных щупалец и венчиком аборальных щупалец, с помощью которых она может ползать по дну (рис. 132); реснички у актинулы отсутствуют (Val de Vyver, 1968).

У Пресноводной гидры стадия личинки из развития выпала. Зрелые яйца прикрепляются к телу гидры клейкой слизью. Из них развивается паренхималообразный зародыш, который выделяет на своей поверхности плотную капсулу — эмбриотэку. В таком виде зародыш зимует, а весной из эмбриотэки выходит маленькая гидра (Brien, 1965).

У большинства *Hydrozoa* развившийся из личинки полип путем почкования дает начало колонии, в которой наряду с полипами формируются половые особи — медузы. Но в некоторых случаях, а также у *Tripedalia* (*Scyphozoa*) полип прямо превращается в медузу. Этот процесс, включающий в себя довольно сложные анатомические и гистологические изменения (Laska-Mehnert, 1985), становится продолжением метаморфоза.

Некоторые Гидрозои проходят метаморфоз без прикрепления. Так, планулам *Trachylida* (*Liriope*, *Geryonia*) развиваются в медузу, минуя стадию полипа. У *Siphonophora* еще на стадии ларенхимулы начинается почкование. В результате возникают личиночные формы, состоящие из нескольких зооидов разного типа и получившие названия сифонулы, каликонулы и т. д., которые фактически являются стадиями формирования полиморфной колонии (см.: Delage, Hérouard, 1901; Okada, 1932; Carré, 1967).

У *Scyphozoa* тоже образуются плавающие (реже ползающие — у *Halichystus*) паренхимулы и планулы, которые после прикрепления превращаются в полип (сцифистому). Только у *Pelagia* планула без прикрепления превращается в медузу (см.: Tardent, 1978).



Личинки Anthozoa часто имеют более сложное строение. У *Aiptasia* после инвагинации энтодермы blastopore сразу становится ротовым отверстием (так что личинка планктотрофна), а на макушке образуется султанчик — пучок длинных чувствительных ресничек (рис. 133). Личинка *Serianthus Poidi* еще до оседания на дно проходит стадию цериулы, у которой уже имеются глотка, щупальца и 6–8 гастральных септ (Ковалевский, 1873; Nyholm, 1942–1944). Планктотрофная личинка имеется также у одиночного Кораллового полипа *Fungia*, причем пищевые частицы подгоняются ко рту ресничками (Krupp, 1983). У личинки *Anthopleura elegantissima* нервная система имеет довольно сложное строение. У нее кроме апикального органа чувств имеются чувствительные клетки, рассеянные в эпи- и гастродерме, и нервное сплетение в мезоглее (Chia, Koss, 1979).

У многих Коралловых полипов личинки плавают довольно долго, чем, по-видимому, компенсируется отсутствие медузоидной стадии. Поэтому многие личинки стаи планктотрофными и до оседания на дно успевают достичь более сложного

строения. Они часто попадают в планктонные пробы, но их видовую принадлежность удается определить не всегда, из-за чего им дают специальные названия. Такова, например, зоантелла, у которой щупалец нет, но уже имеется 12 гастральных септ, а вдоль тела тянется полоска длинных локомоторных ресничек. У личинки, описанной Нильсеном (Nielsen, 1984, 1987) под названием зоантинны, имеется экваториальное кольцо мембранелл, каждая из которых получается в результате объединения ресничек, отходящих от моноцилиарных клеток.

Личинки некоторых Актиний проходят значительную часть своего развития в гастральной полости матери. У *Cereus pedunculatus* в таких условиях протекают стадии паренхимулы, актинеллы (с апикальным пучком ресничек, эктодермальной глоткой и двумя гастральными септами) и стадия *Edwardsia* (с 8 гастральными септами и уже без султанчика, — Doumle, 1976). Лишь позднее прибавляются еще 4 септы, получается 6 пар септ и устанавливается характерная для *Hexacorallia* 6-лучевая симметрия. Эта стадия, обозначаемая иногда как *Halcyonoides* (см.: Hyman, 1940), является уже ювенильной формой.

У Anthozoa встречаются и вторично-пещитотрофные личинки, например у *Urticina crassicornis* (Stricker, 1985).

У личинок многих Коралловых полипов наблюдается большое разнообразие клеточных элементов и метаморфоз сопровождается значительными изменениями клеточного состава (Chia, Crawford, 1977).

У Porifera встречаются бластулообразные личинки (например, у *Oscarella* и *Clathrina*, — рис. 134, А); к этой категории можно отнести и более специализированную амфибластулу Известковых губок (рис. 134, В). Однако более распространенной личиночной формой является паренхимула (рис. 134, Б). Иногда на заднем конце личинки реснички отсутствуют (например, у *Muxilla* — рис. 134, Д), а внутри уже начинаются процессы дифференциации клеток, формируются скелетные спикулы, закладываются

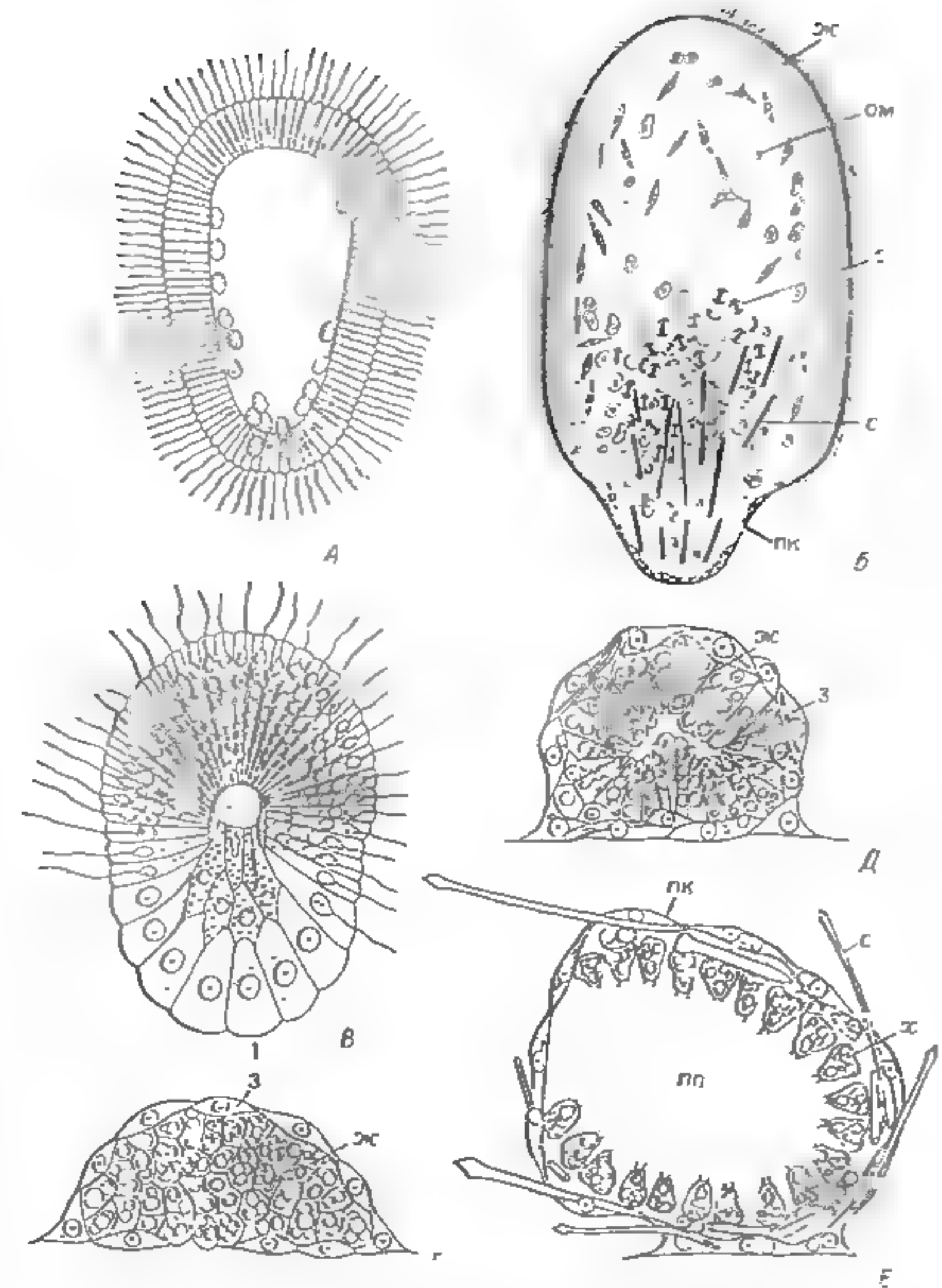


Рис. 134. Личинки и метаморфоз Губок.

А — личинка *Clathrina reticulata* (по: Munchin, 1896), Б — личинка *Muxilla rosacea* (по: Meas, 1893), В–Е — амфибластула и метаморфоз *Leucosolenia variabilis* (по: Munchin, 1896). ам — амфициты, ж — жгутиковые клетки, з — зернистые клетки, пк — пинакочиты, пл — парастральная полость, с — спикулы, х — хоанциты.

жгутиковые каналы (рис. 66, Г). Метаморфоз протекает у Губок сложнее, чем у Книдарий, так как сопровождается извращением зародышевых листков (рис. 134, Г–Е). Покровный эпителий личинки, который рекапитулирует книобласт Фагоцителлы, во время метаморфоза оказывается у Известковых губок внутри и дает начало хоанцитарным жгутиковым каналам, а у *Spongillidae*, развитие которых подверглось более

значительным изменением, он превратился в чисто личиночный орган и после прикрепления личинки дегенерирует (Briep, 1967a; Wicłspütz, Saller, 1990).

Личинки трохофорного типа

Трохофорой Гатчек (Hatschek, 1878) назвал личинку *Polygordius*, которую иногда называют также ловеловской личинкой, так как она впервые была описана Ловеном (Lovén, 1840). Позднее выяснилось, что близкие по строению личинки свойственны многим Первичноротым, которые составили группу трохофорных животных (Trochozoa). По Гатчеку, трохофора характеризуется следующими признаками: она обладает билатеральной симметрией, ротовым отверстием на брюшной стороне и анальным на заднем конце (рис. 135). На поверхности тела располагаются следующие ресничные органы: 1) темная пластинка с султанчиком; 2) предротовой венчик ресничек (по современной терминологии — прототрох), который состоит из двух рядов клеток; 3) более слабый послеротовой венчик (метатрох); 4) между этими венчиками находится адоральная зона, или пищевая бороздка, покрытая нежными ресничками, которые направляют ко рту пищевые частицы; 5) от рта назад тянется медиальная ресничная полоска (нейротрохоид); 6) часто имеется также преанальный венчик ресничек (телотрох). По Гатчеку, прото- и телотрох выполняют локомоторную функцию, султанчик играет при плавании роль направляющего аппарата, а метатрох, пищевая бороздка и нейротрохоид обеспечивают питание личинки.

В эктодермальной стенке верхнего полушария (эписферы) располагаются органы чувств (глазки, обонятельные ямки, осязательные бугорки) и нервный ганглий, от которого отходит несколько пар радиальных нервов. Кишечник состоит из эктодермальных передней и задней кишки и энтодермальной средней кишки. В первичной

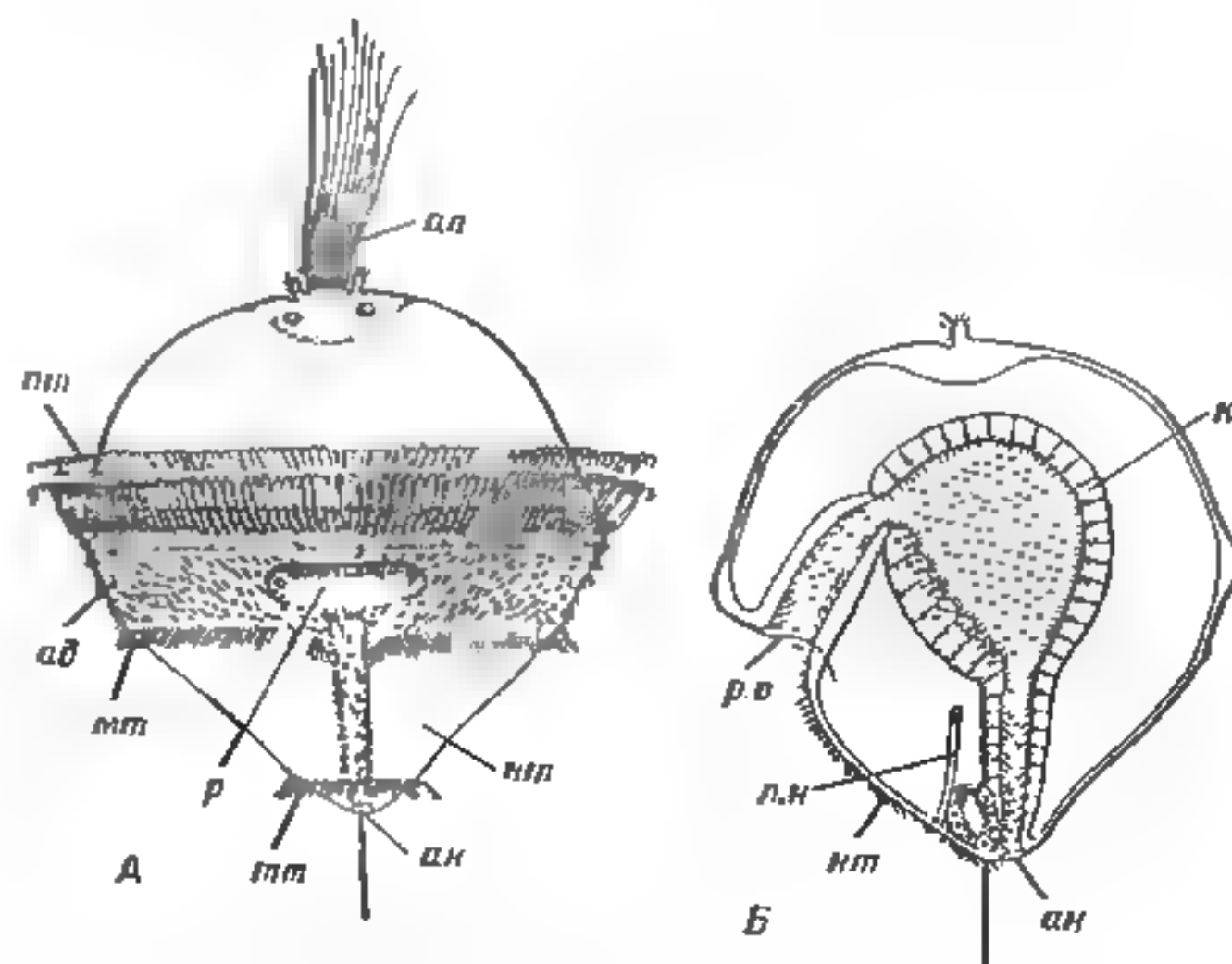


Рис. 135. Строение трохофоры (по: Hatschek, 1888–1891).

А — вид с брюшной стороны, Б — схематический сагиттальный разрез. ал — адоральная ресничная зона, ан — анус, ал — аликальный орган, к — кишка, лн — личиночный нефридий, мт — метатрох, ит — нейротрохоид, лт — прототрох, ро — ротовое отверстие, тт — телотрох.

полости тела находятся пара протонефриды, парный зачаток целомиической мезодермы, мезенхимные клетки и личиночные мышцы.

Создав некий обобщенный образ трохофоры, Гатчек признавал и существование значительных вариаций в строении этой личинки. В частности, нелигера *Tereclo* и актинотроху *Phoronis* он считал модифицированными трохофорами.

Поскольку типичной трохофорой считается личинка Полихет, то рассмотрение личинок этого типа удобнее начать с них.

Polychaeta

Полный набор перечисленных Гатчеком признаков характеризует только планктотрофных личинок с длительным периодом пелагической жизни и наблюдается почти исключительно в семействах *Polygordiidae* и *Serpulidae*. Поэтому, по мнению большинства зоологов, обязательными признаками трохофоры является только наличие прототроха, сквозного кишечника и мезодермальных телобластов.

Прототрох развивается из 16 первичных трохобластов, которые получают в результате двукратного деления бластомеров $1a^2$, $1b^2$, $1c^2$ и $1d^2$, к которым присоединяются еще несколько вторичных трохобластов, имеющих у разных видов различное происхождение. Трохобласты утрачивают способность к делению, и потому число клеток прототроха обычно невелико и постоянно для каждого вида. Только у личинок *Polygordius* и *Owenia* прототрох состоит из очень большого количества мелких клеток.

Иногда (например, у *Amphitrite*, — рис. 136, Д) реснички прототроха бывают короткими и многочисленными, но чаще это более длинные реснички, расположенные правильными рядами. Так, в прототрохе *Pomatoceros* различаются два ряда ресничек: короткие передние и более длинные задние (Segrove, 1941). По Геймлеру (Heimler, 1988), в типичном случае прототрох состоит из четырех кольцевых рядов клеток, из которых клетки 2-го ряда самые крупные и несут самые длинные реснички (рис. 137). По у *Harmothoe imbricata* выделяются крупными размерами клетки двух средних рядов; каждая из них несет около 350 длинных ресничек, собранных в пучки. В состав каждого пучка входят реснички клеток обоих рядов. По прототроху пробегают метатрохные волны биения ресничек. Клетки переднего и заднего рядов несут более короткие реснички, не имеющие локомоторного значения (Holboog et al., 1969). По мнению Нильсена (Nielsen, 1985), характерным признаком прототроха являются сложные реснички (синцилии). Таким образом, прототрох является высокоспециализированным личиночным органом. Гораздо более простое строение имеет метатрох, который отличается от остальных клеток ларвального эпителия только присутствием ресничек (Heimler, 1988).

С помощью микрокиносъемки показано, что у личинок *Spirobranchus* эффективные удары ресничек прототроха направлены назад. Они обеспечивают поступательное движение личинки вперед и одновременно загоняют взвешенные в воде частицы в пищевую бороздку. Биение ресничек метатроха направлено вперед и удерживает частицы в пищевой бороздке, а реснички последней гонят их к ротовому отверстию. Затем ток воды направляется по нейротрохоиду назад. Такой питающий механизм Стратман характеризует как „downstream collecting system“, так как движение пищевых частиц происходит вниз по течению тока воды, создаваемому прототрохом (Strathmann et al., 1972).

Однако метатрох и кольцеобразная пищевая бороздка встречаются сравнительно редко, часто вместо них имеется только небольшое адоральное ресничное поле. Вообще личиночный ресничный аппарат у Полихет сильно варьирует (рис. 136, 138). Часто имеются дополнительные ресничные кольца (иногда незамкнутые) на эпифере (акротрохи) и на гипосфере между мета- и телотрохом (мезотрохи).

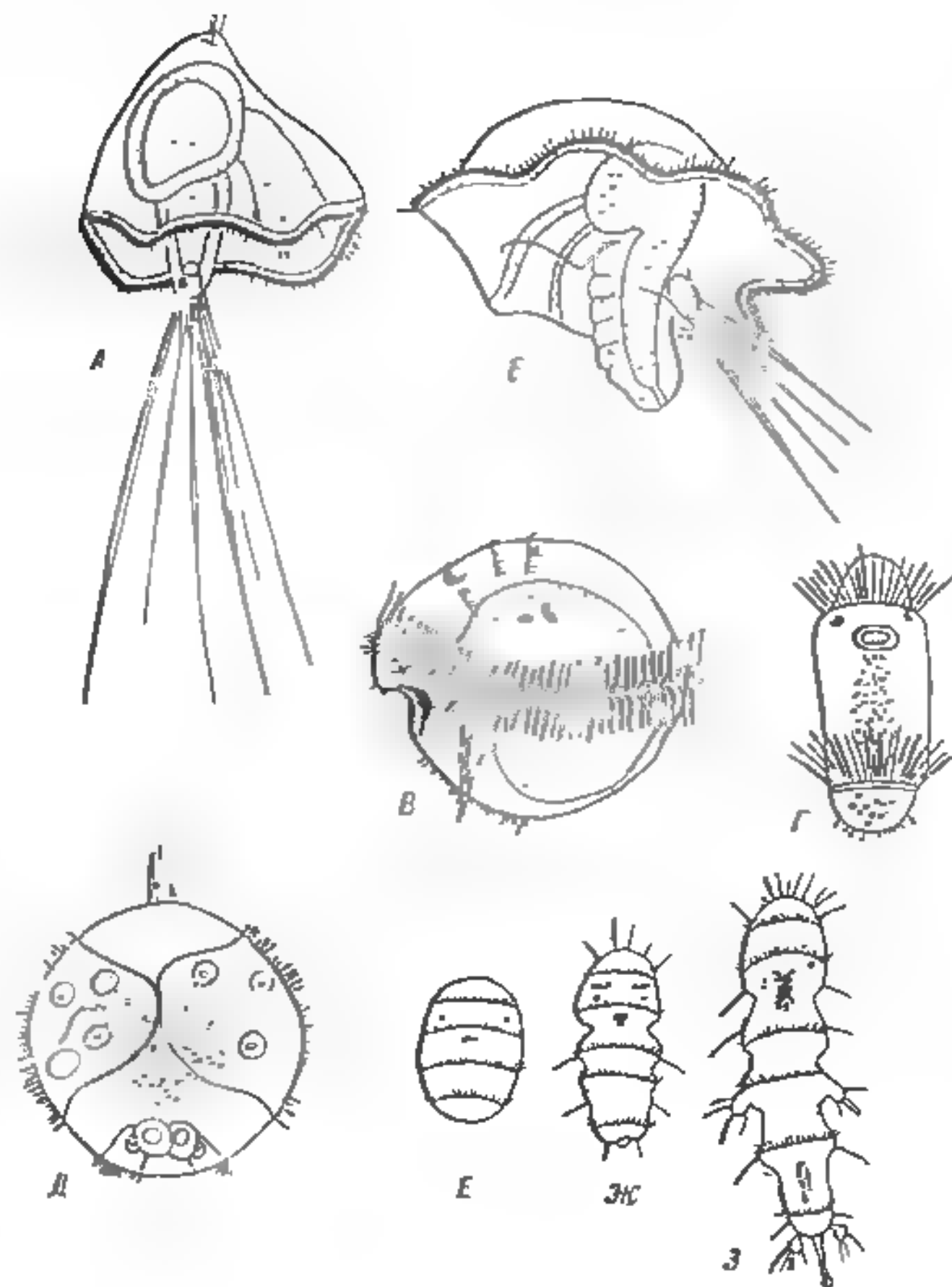


Рис. 136. Личинки некоторых Полихет.

А и Б — две стадии развития *Owenia* (по: Мечников, 1871); В — *Harmothoe imbricata* (по: Cazaux, 1968); Г — *Capitella capitata* (по: Свешников, 1978); Д — *Amphitrite* (по: Mead, 1897); Е, Ж и З — три стадии развития *Ophryotrocha puerilis* (по: Åkesson, 1967c).

У имеющей удлиненную форму личинки *Chaetopterus* прототрох отсутствует и главным локомоторным органом служит ресничный венчик, который, судя по его положению, является мезотрохом. Наконец, встречаются личинки с недифференцированным ресничным покровом, не имеющие ресничных венчиков. Таким образом, у Полихет различаются атрохные, монотрохные, дитрохные и политрохные личинки. Политрохность часто совпадает с началом сегментации, т. е. переходом к следующей стадии метатрохофоры.

Апикальный орган чувств, которому теперь приписывают роль хемо- и механорецептора (Lacalli, 1981), тоже имеется не всегда. Пучки чувствительных ресничек могут находиться и в других частях личинки.

Как можно видеть, трохофора отличается от планулообразных личинок более сложным строением, которое сочетается с малоклеточностью. Формирование выполняющих разные функции органов уже начинается на стадии 128–256 клеток, т. е. наблюдается ускоренная гистологическая дифференциация.

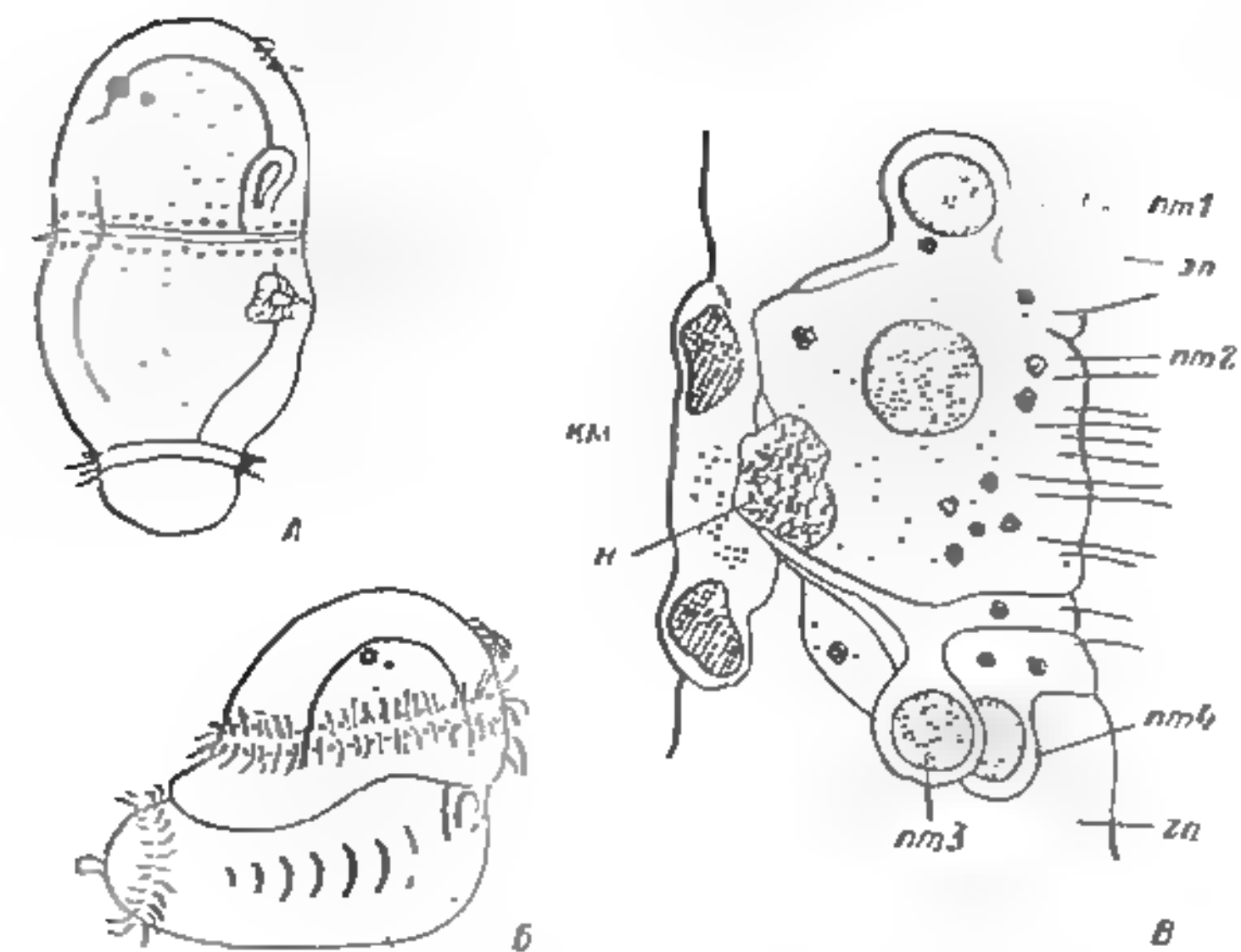


Рис. 137. Личинки Phyllodoceidae.

А и Б — трохофора и метатрохофора *Phyllodoce neapolitana* (по: Nolte, 1938), В — поперечный разрез через прототрох *Ph. mucosa* (по: Heimler, 1988). zn — эпидермис гипосферы, км — кольцевая мышца, н — нервное кольцо, nm (1, 2, 3 и 4) — клетки четырех колец прототроха, эл — эпидермис эписферы.

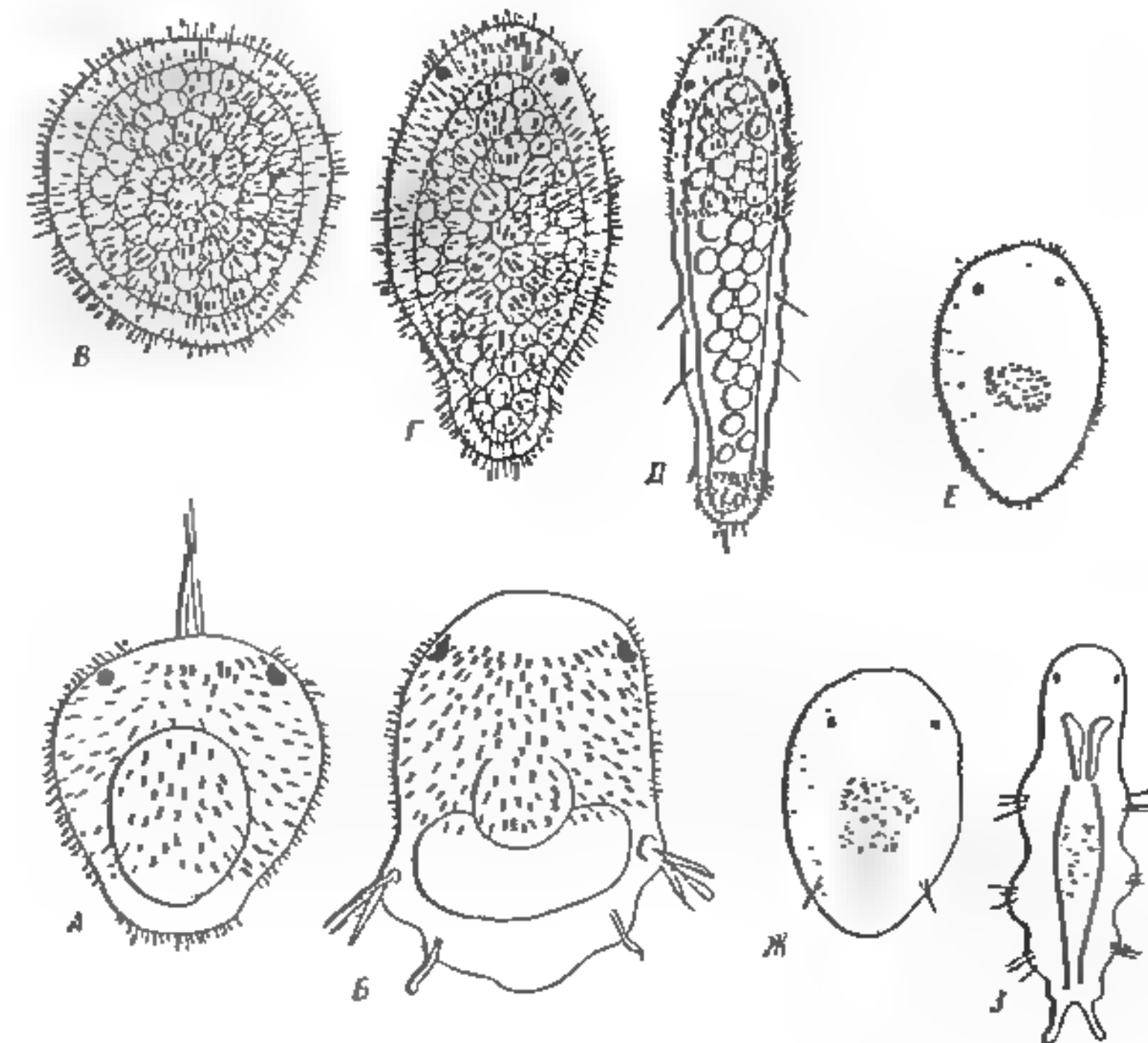


Рис. 138. Атрохные личинки Полихет.

А и Б — две стадии развития *Lumbriconereis* (по: Claparède, Мечников, 1865); В, Г и Д — стадии развития *Clutemella clureata* (по: Cazaux, 1972); Е, Ж и З — стадии развития *Lysidice nereis* (по: Киселева, 1957).

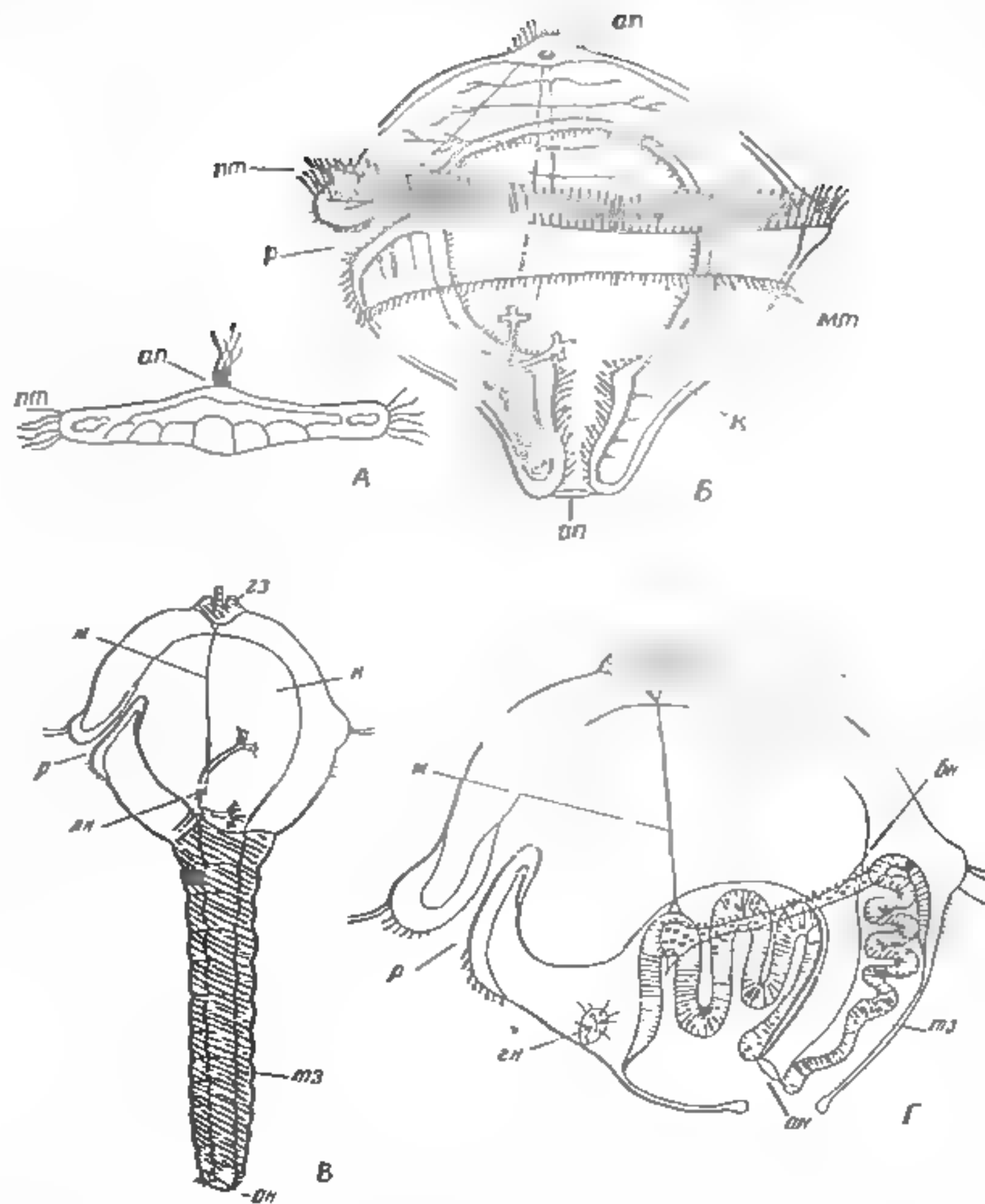


Рис. 139. Метаморфоз *Polygordius* (по: Hatschek, 1888–1891; Woltereck, 1904).

А — бластулообразная личинка, Б — трохофора, В — метатрохофора *P. pacificus*, Г — эндоларва *P. pacificus*. ан — анус, ап — апикальный орган, бн — боковой нефридий, гз — головной зачаток, гн — головной нефридий, к — кишка, лн — личиночный нефридий, м — мускул, мт — метатрох, пт — прототрох, р — рот, тз — туловищный зачаток.

Разнообразие личинок Полихет связано не только с упомянутыми различиями в количестве ресничных колец, но также с вариациями общей формы тела и наличием специальных ресничных структур, придатков тела, провизорных щетинок и т. д. В некоторых случаях можно говорить о личиночных формах, характерных для определенных семейств (см.: Свешников, 1963, 1978). Так, например, личинки *Polygordidae* из-за наличия обширной первичной полости имеют своеобразную пузыревидную форму (рис. 139). У *Polygordius pacificus* трохофора, кроме того, сплюснута по анимально-вегетативной оси в виде диска, на нижней поверхности которого находятся ротовое и анальное отверстия, занимающие диаметрально противоположную позицию (Свешников, 1972).

Для сем. *Oweniidae* характерна личинка, получившая название митрарии (рис. 136, А, Б). Она отличается выпуклой эписферой и скрытой под нависающими

прототрохом гипосферой. От заднего конца митрарии отходят два пучка длинных провизорных щетинок, которые выпадают во время метаморфоза (Мечников, 1871; Wilson, 1932). Прото- и метатрох митрарии состоят из многочисленных одиоресничных клеток (Gardiner, 1978; Nielsen, 1987).

У личинок *Phyllodocidae* (рис. 137) султанчик образуется, но вскоре исчезает (Lacalli, 1981a), а на вентральной стороне эписферы возникает другой ресничный орган — фронтальный циррус (Nolte, 1938; Cazaux, 1969, 1975; Свешников, 1978; Lacalli, 1988). Сходное строение имеют личинки *Glyceridae* (Cazaux, 1967). Для личинок *Aphroditidae* характерно наличие на левом боку пучка длинных рулевых ресничек (Свешников, 1978). В сем. *Eunicidae* распространены личинки атрохного типа, но позднее (на стадии метатрохофоры) иногда происходит дифференциация ресничного покрова на акро-, прото-, телотрох и нейротрохонд (например, у *Eunice cobimensis*, — Åkesson, 1967a). Атрохные личинки наблюдаются также у *Maldanidae* (*Clymenella torquata* и *C. cyrpeata*, — Newell, 1951; Cazaux, 1972). Прототрох в форме широкого пояса коротких ресничек характеризует личинок *Dipruidae* (Allen, 1959; Blake, 1975).

Характерным органом трохофоры является апикальный орган — пучок ресничек, который играет роль хемо- и механорецептора (Lacalli, 1981); при плавании он бывает направлен вперед. У некоторых трохофор апикальный орган отсутствует. Тонкая структура этого органа описана у *Lanice conchilega* (Heimler, 1981; Lacalli, 1984). Тактильные реснички могут располагаться и на других частях личинки. Кроме того, на верхнем полушарии (эписфере) часто имеются простые глазки (ocelli), обонятельные ямки и щупальцеобразные бугорки. Личиночные глазки состоят у *Neanthes* из двух клеток каждый: чашевидной пигментной клетки и рецепторной клетки. Наружный конец последней несет множество микроворсинок, которые вдаются внутрь пигментной чаши; по-видимому, именно они составляют световоспринимающий аппарат. Подле внутреннего (содержащего ядро) конца рецепторной клетки располагается крупная нервная клетка, аксон которой тянется к прототроху (Eakin, Westfall, 1964). У личинки *Polygordius* каждый оцеллус состоит из двух пигментных и одной чувствительной клеток (Brandenburger, Eakin, 1981), а у личинок *Harmothoe*, *Serpula* и *Spirobranchus* имеется только один глаз (справа), состоящий из одной чашеобразной пигментной клетки и одной фоторецепторной клетки, от которой в полость чаши отходят микроворсинки и ламеллярные структуры (Marsdel, Hsieh, 1987).

У трохофоры *Eupomatius* имеются статисты, расположенные в нижнем полушарии (Shearer, 1911).

Строение нервной системы личинок Полихет сильно варьирует в зависимости от их образа жизни. Наиболее обычными, хотя и не обязательными ее элементами, являются ганглий апикального органа и кольцевой нерв, проходящий под прототрохом. Иногда очень рано появляются и зачатки дефинитивной нервной системы. Наибольшей сложности достигает личиночная нервная система у планктотрофных личинок с длительным периодом плавания. Так, у личинки *Polygordius* от апикального ганглия отходят 4 пары радиальных нервов; одна пара развита особенно сильно и превращается затем в окологлоточные коннективы червя. Кроме того, имеются два нервных кольца (под прото- и метатрохом) и нервное сплетение, состоящее из диффузно рассеянных в кожном эпителии нервных клеток, связанных друг с другом отростками (Woltereck, 1902).

Использование методики реконструкции по сериям срезов толщиной в 1 мк в сочетании с электронной микроскопией позволило Лакалли (Lacalli, 1984) идентифицировать все клетки, составляющие нервную систему трохофоры *Spirobranchus polycerus* (*Serpulidae*). В нервной системе этой личинки различаются две части, анатомически и физиологически почти не связанные друг с другом: претрохальная часть, иннервирующая апикальный орган и прототрох, и система нервов ротового аппарата и метатроха в посттотрохальной области. Апикальный орган *Spirobranchus* содержит нервное

сплетение, вокруг которого располагается 16 клеток шести различных типов. Две из них (главные апикальные клетки) несут реснички султанчика. От апикального органа спрана отходят два нерва, направляющиеся к нервному кольцу прототроха, 3-й нерв образует косую перемычку между ними. По ходу каждого из этих нервов располагается по одной нервной клетке, 4-я клетка связана с нервным кольцом прототроха. Посттродохальная часть личиночной нервной системы *Spirobranchus* состоит из нервного кольца метатроха, не замкнутого на брюшной стороне, двух фарингеальных нервов, дугообразно проходящих поперек апикальной стороны пищевода, суборального нервного сплетения и нерва неспотрохонда. Соответственно имеются две группы нервных клеток фарингеального и суборального комплекса и две клетки в кольце метатроха. Зачатки церебрального ганглия и брюшных нервных стволов появляются только на стадии метатрохофоры. Церебральный ганглий развивается из двух групп клеток, симметрично расположенных по сторонам от апикального ганглия. Издавна считается, что эти зачатки происходят от клеток $1c^{1121}$ и $1d^{1121}$, входящих в состав дорсальных „рук“ креста (Child, 1900), но это положение нуждается в подтверждении. По-видимому, в состав церебрального ганглия входит и нервное сплетение апикального органа. Претродохальные нервы и кольцевые нервы прото- и метатроха во время метаморфоза редуцируются.

Личиночная нервная система *Lonic conchilega* состоит из апикального ганглия, нервных колец прото- и метатроха и субэпидермального нервного сплетения (Heimler, 1980). По описанию Мейера (1898), нервная система личинки *Lopadorhynchus* (сем. Phyllococeidae) имеет строение ортогона. Она состоит из экваториального кольца под прототрохом, трех колец в эписфере и одного неполного кольца в гипосфере, семи пар меридиональных нервов и довольно сложного циркумблаторального сплетения. Роль центрального органа играет, по Мейеру, кольцевой нерв прототроха. Этим данным большое теоретическое значение придавал Беклемишев (1964а, 1964б), по мнению которого нервная система личинки *Lopadorhynchus* является прототипом таковой всех Трохофорных животных. Из описания метаморфоза этого червя, данного Клейненбертом (Kleinenberg, 1886), Беклемишев заключил, что из циркумблаторального сплетения личинки формируются брюшные нервные стволы червя; эти соображения он использовал для обоснования представления о плагиаксонии кольчатых червей (см. гл. VII). Однако, по более новым данным Окессона (Åkesson, 1967b), у личинки *Lopadorhynchus* имеются только кольцевой нерв прототроха и диффузная сеть мультиполярных клеток, а также зачатки дефинитивного головного мозга и брюшных нервных стволов. У личинок других Филлокоц (*Phyllococe mucosa* и *Ph. maculata*) нервная система состоит из апикального ганглия, нервного кольца прототроха и двух продольных нервных стволов, а также из сети, образованной крупными мультиполярными клетками (Lacalli, 1988), но у беломорской *Phyllococe* sp. эти клетки не обнаружены (Осипов, 1978).

У трохофоры *Tomopteris helgolandica* (сем. Tomopteridae) тоже уже имеются зачатки головного мозга в форме двух вентролатеральных утолщений эктодермы непосредственно впереди от прототроха. Эти утолщения погружаются внутрь и обособляются в виде двух замкнутых пузырьков. Часть клеток, составляющих эти пузырьки, становятся зачатками глаз (в них появляется красноватый пигмент), а в полости каждого пузырька образуется светопреломляющее тело. Позднее оба зачатка смещаются на спинную сторону головы и соединяются церебральной комиссурой. У еще несегментированной личинки закладываются и брюшные нервные стволы из клеток, отделяющихся от двух желобообразных влячиваний эктодермы, далеко отодвинутых друг от друга; их передние концы рано соединяются с зачатками головного мозга (Åkesson, 1962). Таким образом, у *Tomopteris* рано начинается развитие дефинитивной нервной системы; никаких специально личиночных нервных элементов пока не выявлено.

К сожалению, ничего не известно о нервной системе личинок атрохного типа.

Кишечник трохофоры состоит из эктодермальной передней кишки (глотки) и энтодермальной средней кишки. Эктодермальная задняя кишка у трохофоры обычно отсутствует. Ее существование отмечено у *Amphitrite*, *Eupomatius*, *Lonic* (Mead, 1897; Shearer, 1911; Heimler, 1981). У *Arenicola* и *Owenia* задняя кишка образуется только во время метаморфоза (Wilson, 1892; Little, 1906). Стенки кишечника состоят из ресничного эпителия. У лецитотрофных личинок кишечника обычно остается недоразвитым, в частности отсутствует анальное отверстие.

У личинок многих Полихет (в сем. Polygordidae, Terebellidae, Serpulidae, Nereidae) имеется одна пара провизорных органов выделения, устроены по типу протонефридий. Каждый нефридий состоит из внутриклеточного канальца, открывающегося наружу на заднем конце тела (у *Eupomatius* — в заднюю кишку, — Shearer, 1911). У личинки *Polygordius* внутренние концы нефридиев разделяются на две ветви, каждая из которых вторично подразделяется на две и три ветви, завершающиеся группами соленокитов (Hatschek, 1878; Goodrich, 1945). Личиночные нефридии *Pomatoceros triqueter* (тонкая структура которых изучена, — Wessing, Polenz, 1974) несут на внутреннем конце терминальную клетку с пучком длинных ресничек („ресничным пламенем“). Одна пара сильно разветвленных личиночных нефридиев имеется у личинки *Lopadorhynchus* (Åkesson, 1967b).

Личиночные нефридии развиваются у *Polygordius* из клеток $3c^{2pp}$ и $3d^{2pp}$ (Woltereck, 1904, 1905). Соответствующие клетки в квадрантах А и В дают эктомезенхиму, поэтому личиночные нефридии следует считать эктомезодермальными органами. К такому же выводу пришел Ширер (Shearer, 1911), изучивший развитие личиночных нефридиев у *Eupomatius*. Во время метаморфоза личиночные нефридии дегенерируют. У личинки *Polygordius* имеется еще одна пара нефридиев, которая не является чисто личиночным органом и, претерпев некоторое преобразование, сохраняется при метаморфозе.

В первичной полости тела располагаются мышечные и соединительнотканые клетки, а также пара первичных мезобластов, получающихся путем деления бластомера $4d$ в сагиттальной плоскости. За счет размножения этих клеток образуются две удлиненные массы клеток — мезодермальные полоски. Деление первичных мезобластов иногда имеет равномерный и неупорядоченный характер (например, у *Nereis* и *Eupomatius*, — по: Wilson, 1892; Shearer, 1911), но чаще они ведут себя как телобласты, т. е. отделяют вперед от себя более мелкие клетки и сохраняют в образующихся мезодермальных полосках все время самое заднее положение (рис. 75), чем и оправдывают название телобластов, которое буквально означает „концевые клетки“. Телобластический способ формирования мезодермальных полосок хорошо выражен у *Polygordius*; клетки, отделившиеся от телобластов, сначала нежат в один ряд, затем они сами начинают делиться, из-за чего передние концы мезодермальных полосок состоят из более мелких, беспорядочно расположенных клеток (Hatschek, 1878). Телобластический способ образования мезодермы считается типичным для Полихет. Однако, как уже упоминалось, деление первичных мезобластов иногда имеет нетелобластический характер, или же, как у *Amphitrite*, телобласты хорошо различаются лишь недолго.

В процессе постэмбрионального развития личинки Полихет проходят через несколько морфологически разных форм. Протрохофорой (или протрохулой) называется личинка, снабженная прототрохом, но еще не имеющая анального отверстия. За ней следует стадия трохофоры (с анальным отверстием). Затем гипосфера удлиняется и расчленяется на несколько ларвальных сегментов — наступает стадия метатрохофоры (рис. 140). Количество сегментов постепенно увеличивается благодаря деятельности зоны роста.

Метатрохофора продолжает вести пелагический образ жизни, по мере ее роста

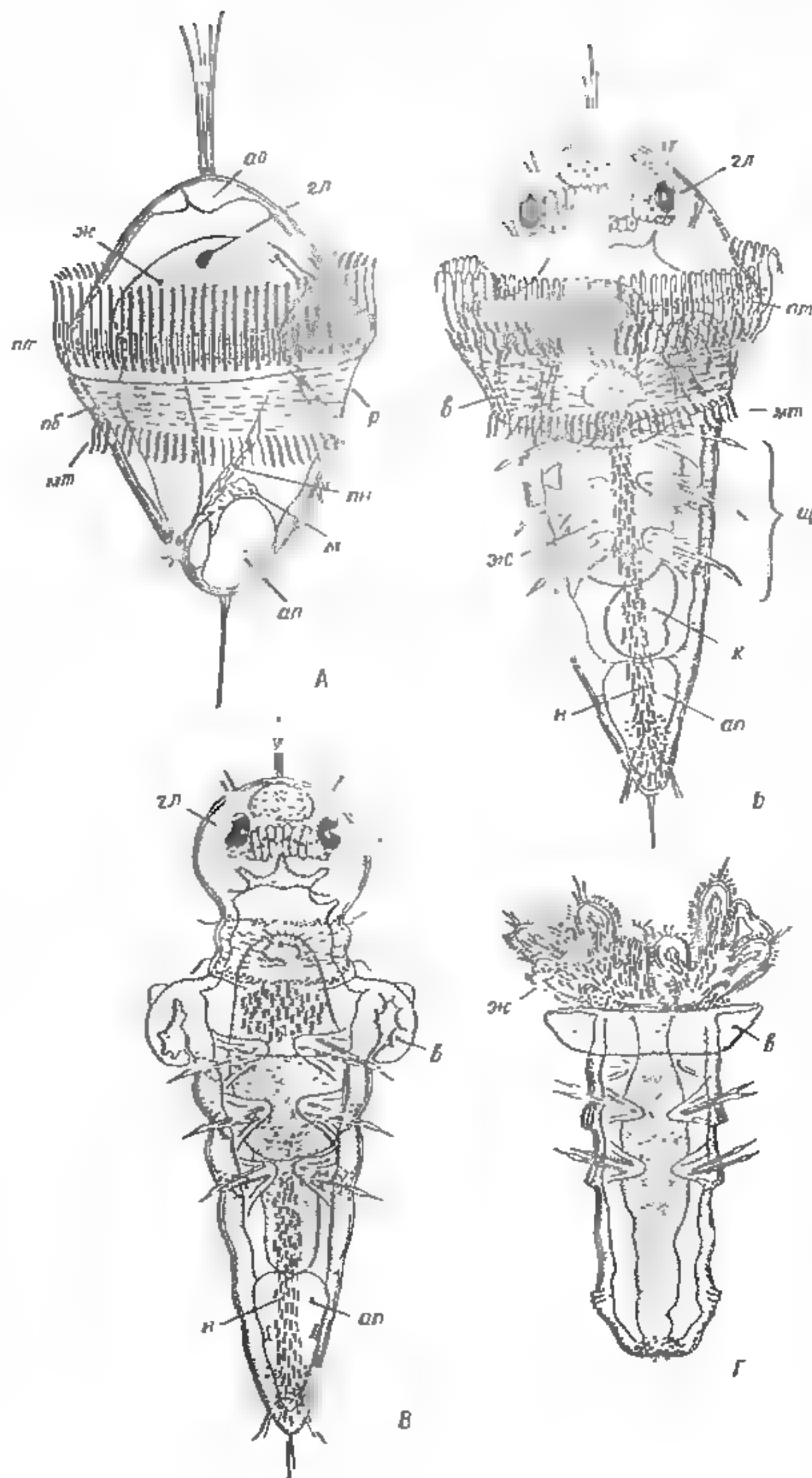


Рис. 140. Метаморфоз *Pomatoceros* (по: Sagova, 1941).

А — трохофора, Б — метатрохофора, В и Г — редукция прототроха и образование воротничка на границе головного и туловищного отдела. ао — апикальный орган, ап — анальный пузырь, в — воротничок, гл — глаз, жб — зачатки жабр, ж — желудок, к — кишка, м — мезодермальные полоски, мт — метатрох, н — нефротрохил, пб — пищевая бороздка, пн — протонефридий, пг — прототрох, р — рот, щ — щетинки трех ларвальных сегментов.

возникает необходимость в усилении локомоторного аппарата. Иногда это достигается образованием дополнительных сегментарно расположенных ресничных колец. Однако после того как длина личинки превысит 1 мм, ресничное движение уже оказывается недостаточно эффективным (Chia et al., 1984), и ему на смену приходит мышечное — с помощью паранодий, оснащенных щетинками (стадия нектотехты), или путем змееобразного изгибания тела (стадия нектосомы).

Различные аспекты биологии личинок Полихет (поведение, реакция на свет, чувствительность к солености и загрязнению и т. д.) рассматриваются в сводке Вредера и Германса (Schroeder, Hermans, 1975). Скорость плавания личинок изучала Константинова (1969).

Метаморфоз завершается после перехода к донному образу жизни. Все личиночные ресничные органы редуцируются, эписфера превращается в предротную лопасть (протоним), за счет гипосферы формируется все остальное тело червя. На переднем конце развиваются придатки головы (антенны, пальцы, жабры и т. д.). Типичная форма метаморфоза представлена, например, у *Pomatoceros* (рис. 140).

Более своеобразно протекает метаморфоз у *Polygordius*. Из яйца *Polygordius* выходит бластулообразная личинка с явными признаками специализации: она сплюснута по апикально-вегетативной оси и уже имеет султанчик и зачаточный прототрох (рис. 139, А). Эта личинка постепенно преобразуется в трохофору, описанную Гатчеком (рис. 139, Б). Дальнейшее развитие у двух видов этого рода протекает по-разному. У *P. neapolitanus* впереди от анального отверстия возникает зона роста и начинается формирование сегментов. Развивающееся таким путем туловище червя имеет форму узкого придатка, подвешенного к пузыревидно расширенной голове (рис. 139, В). Затем головной пузырь сокращается и уравнивается по ширине с туловищем. Метаморфоз *P. neapolitanus* имеет эволютивный характер.

Личинка *P. laeteus* отличается тем, что у нее зачаток туловища как бы задвинут внутрь и остается скрытым под нависающей складкой кожи (рис. 139, Г). Эта личинка получила название эндоларвы — в отличие от экзоларвы, свойственной *P. neapolitanus* и большинству Полихет. Эндоларва является фактически замаскированной метатрохофорой. Когда туловищный зачаток достигнет уже довольно значительных размеров, он выходит наружу; его передний край срастается с краями течения пластинки (утолщения эпидермиса, примыкающего к апикальному органу), а большая часть личиночных кожных покровов разрушается, т. е. происходит некробиотический метаморфоз (Раевский, 1872; Woltereck, 1904).

Эндоларвой является также митрария (рис. 136, А, Б) — личинка, характерная для сем. Owenidae (Мечников, 1871; Wilson, 1932). Похожи на эндоларву и личинки некоторых Phyllodocidae (*Phyllodoca agassizi*, Ph. mucosa, — Nolte, 1938; Cazaux, 1969), у которых за счет эпидермиса эписферы образуется так называемый сливной щит — складка, прикрывающая несколько передних сегментов со спинной стороны (рис. 137, Б).

У некоторых Полихет стадия трохофоры отсутствует. Так, у *Clymenella clypeata* из яйца выходит паренхимолонподобная атрохная личинка (атрохула), у которой внутри находится плотная клеточная масса и еще нет ни ротового, ни анального отверстия (рис. 137, В, Г). Тело этой личинки постепенно удлиняется, в средней ее части

реснички исчезают, и начинается развитие дефинитивных щетинок — первое проявление сегментации (рис. 138, Д). Иными словами, атрохула прямо превращается в метатрохофору (Сагаих, 1972). Сходным образом протекает метаморфоз и у *Cl. torquato* (Newell, 1951), а также у *Morphysa sanguinea* (Aiyar, 1931), *Lumbriconereis* sp. и *Lysidice mnetta* (рис. 138, А, Б, Е-З).

Хотя вылупление из яйца происходит у большинства Полихет на стадии протрохофоры или трохофоры, нередко наблюдается и эмбрионизация. Так, у *Scolopos armiger* из кладок выходит метатрохофора с 12 туловищными сегментами (Anderson, 1959), а у живородящего *Ctenodrilus branchialis* рождаются червячки, состоящие более чем из 30 сегментов (Соколов, 1911). Существуют и обратные примеры очень раннего вылупления из яйца. Бластула, равномерно покрытая ресничками и превращающаяся позднее в трохофору, описана у *Mercierella enigmatica* (Rullier, 1955); выше уже упоминалась более специализированная бластулообразная личинка *Polygordius*. Однако в этих случаях мы имеем дело не с дезэмбрионизацией, а с сохранением одной из примитивных черт постэмбрионального развития.

С эволюционной точки зрения большой интерес представляет вопрос, какой тип метаморфоза — с трохофорой или без нее — является для Полихет первичным. В условиях личиночной жизни Полихет нет никаких причин для редукции прототроха; даже у лецитотрофных личинок редуцируются только ресничные структуры, связанные с питанием, но не локомоторные. Это дает основание считать, что личинки со слабо дифференцированным ресничным покровом более древние. Начальные шаги дифференциации ресничек уже наблюдаются, например, у *Lumbriconereis* — кое-где реснички уже исчезли, и образовался апикальный орган (рис. 138, А). К этому вопросу мы еще вернемся после рассмотрения трохофорных личинок у других животных.

Заслуживает упоминания наблюдающееся у некоторых Полихет явление эпитокии, или репродуктивного метаморфоза. Сущность этого явления состоит в том, что в период полового размножения для лучшего рассеивания половых продуктов эти черви переходят от донного образа жизни к пелагическому и вступают в новую фазу морфологических изменений, касающихся главным образом структуры пароподий и органов чувств. Иногда эпитокия затрагивает только заднюю половину тела, которая отрывается и всплывает в верхние слои воды; на месте разрыва у заднего фрагмента регенерирует голова, а у переднего — пигидий и зона роста. В результате получается два зоолла, один из которых остается бесполом, а другой (так называемый столон) является носителем половых клеток. Таким образом, на почве эпитокии возникла особая форма бесполого размножения — схизогамия, или столонизация (см.: Durchon, Wissocq, 1964; Пинанова-Казас, 1977б).

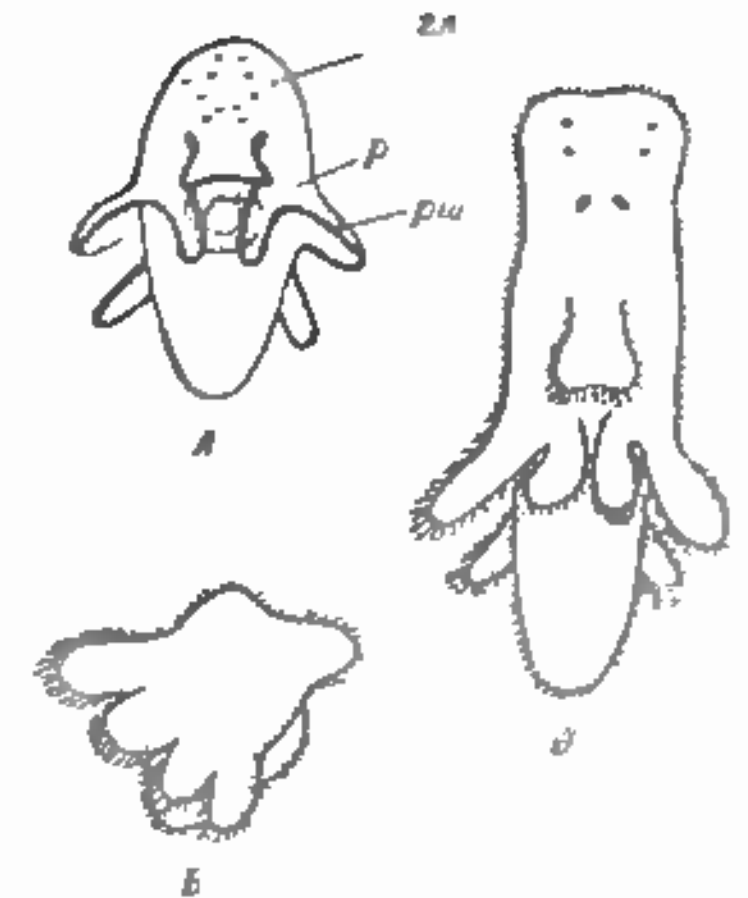
У *Chitellata* в отличие от Полихет личинка эмбрионизирована и типичные для трохофоры органы не формируются, что повлекло за собой значительные изменения в ходе дробления. По предположению Рэффа и Кофмена (1986), это означает, что у Олигохет и Пиявок изменилась локализация цитоплазматических детерминантов и экспрессия генов. Предполагается существование генетических систем, обеспечивающих установку развития на личинку (Касьянов, 1991).

Plathelminthes

В развитии почти всех Плоских червей имеется ресничная пелагическая стадия. Поскольку Турбеллярии и во взрослом состоянии сохраняют ресничный покров, эту стадию считают личинкой только в том случае, если имеются какие-то специальные личиночные органы. Таковы мюллеровская и геттевская личинки Поликладид, которые, по мнению Гатчека (Hatchek, 1888-1891), соответствуют протрохуле — онтогенетической стадии, предшествующей трохофоре. К трохофорному типу относят этих личинок и многие другие авторы (Mac Bude, 1914a; Bresslau, 1928-1933;

Рис. 141. Личинки Polycladida.

А — *Thysanoto* л (по: Muller, 1850), Б — молодая мюллеровская личинка *Yungia* (сбоку), В — более поздняя (с брюшной стороны) (по: Lang, 1884). зл — глаз, р — рот, рш — ресничный шнур.



Bresslau, Kalsinger, 1928-1933; Иванов, 1937; Sieving, 1969; Jägersten, 1972; Ruppert, 1978, и др.). Подробные сведения о личиночных формах Турбеллярий приводят Герстен и Руперт (Jägersten, 1972; Ruppert, 1978).

Мюллеровская личинка имеет овальную форму и достигает размеров 0,5-1,8 мм; на ее брюшной стороне находится ротовое отверстие. Все тело покрыто ресничками, на переднем, и иногда и заднем конце имеется по пучку более длинных чувствительных ресничек. Передний пучок окружен железистыми клетками и вместе с ними образует так называемый фронтальный орган. Изнутри к фронтальному органу примыкает нервный ганглий. На переднем конце находятся также глазки, количество которых сильно варьирует. Характерная черта мюллеровской личинки — наличие восьми лопастевидных выростов, или рук (поэтому Лавыдов (1940) предложил назвать ее лобофорой). Одна из этих лопастей занимает медио-вентральное положение впереди от рта, по бокам от рта располагается пара вентролатеральных лопастей; кроме того, имеются две пары латеральных лопастей и одна непарная на спинной стороне (рис. 141). Все эти лопасти окаймлены несколькими рядами клеток, несущих более длинные реснички; считается, что они составляют непрерывное предротовое кольцо, приравливаемое к прототроху. На поперечном разрезе через лопасть Руперт изображает по 4 „прототрохальные“ клетки с каждой стороны. Среди них находятся также сенсорные клетки.

У личинки *Pseudoceros canadensis* ресничная лента не образует замкнутого кольца, она состоит из вентральной и дорсальной петель, проходящих по краю лопастей, и суборальной пластинки (поперечной полоски) позади рта. Эти части соединяются друг с другом асимметрично: вентральная и дорсальная петли соединяются только на правом боку, а слева вентральная петля соединяется с суборальной пластинкой. Состоят эти ресничные ленты из моноцилиарных клеток (Lacalli, 1982, 1983).

Таким образом, ресничная лента мюллеровской личинки отличается от прототроха анатомически, а также тем, что состоит из многих клеток, которые, вероятно, сохраняют способность делиться. Остается невыясненным, образуется ли она из тех же бластомеров, что и прототрох.

Первая система мюллеровской личинки состоит из центральной части и периферической. Последняя представлена цилиарными нервами, проходящими под ресничными лентами снаружи от базальной мембраны эпителия. Центральная часть нервной системы состоит из церебрального ганглия, от которого отходят две пары продольных тяжей. Короткие вентральные тяжи входят в предротовую лопасть, более длинные дорсальные заканчиваются в промежутке между вентролатеральными и латеральными лопастями. Концы продольных нервных стволов соединяются с цилиарными нервами с помощью нейритов, проходящих сквозь базальную мембрану (Lacalli, 1982). Судя по всему, цилиарные нервы составляют чисто личиночную часть нервной системы, а церебральный ганглий и продольные стволы входят в состав дефинитивной нервной системы.

Рот ведет в эктодермальную глотку, которая открывается в энтодермальную

кишку, имеющую простую мешкообразную форму. Между элидермисом и кишкой находятся паренхима, мускулатура и парв протонефридии.

Геттевская личинка отличается от мюллеровской меньшими размерами (около 0.1 мм) и наличием только четырех лопастей (отсутствуют латеральные лопасти). Ланг (Lang, 1884) предположил, что геттевская личинка есть просто ранняя стадия развития мюллеровской личинки, но позднее было показано, что она претерпевает метаморфоз, не проходя стадии с 8 лопастями (Kato, 1940; Anderson, 1977). Существуют также личинки с 10 ресничными лопастями.

Личинки Поликладид планктотрофы. Пищевые частицы подгоняются ко рту ресничками, расположенными на брюшной стороне впереди и по бокам от рта. В этом участвуют также реснички прототроха, которые бьют от дистальных концов лопастей к их основанию. Реснички, расположенные позади рта, подобно нейротрохонду Полихет, отгоняют воду назад.

Метаморфоз имеет у Поликладид эволютивный характер: лопасти постепенно редуцируются, тело личинки увеличивается и уплощается в дорсовентральном направлении (развиваются дорсовентральные мышцы), образуется довольно сложно устроенная мускулистая глотка, и происходит переход от ресничного способа сбора пищевых частиц к заглатыванию более крупных пищевых объектов; кишечник приобретает разветвленную форму. Фронтальный орган дегенерирует, а прототрохальные клетки, претерпев некоторые изменения, включаются в definitivoный кожный эпителий, что указывает на их сравнительно невысокую специализацию. Личинки утрачивают свойственную им положительную реакцию на свет и переходят к ползающему образу жизни (Ruppert, 1978).

Итак, личинки Поликладид отличаются от тигиной трохофоры рядом признаков. Зачаток прототроха в форме трохобластов у них не удалось обнаружить, хотя гемалогия бластомеров у Поликладид довольно хорошо изучена (Surfage, 1907; Kato, 1940). Ресничный покров сохраняется на всей поверхности тела, поэтому локомоторное значение ресничного кольца не так велико, как у прототроха, но оно принимает большее участие в процессе питания. Наличие лопастей, на которые заходят петли ресничного кольца, придает этим личинкам конвергентное сходство с личинками Иглокожих.

Отсутствие у личинок Поликладид анального отверстия (вполне естественное, поскольку эти черви не имеют его и во взрослом состоянии) не препятствует их сближению с трохофорой, так как сходная стадия протрохулы имеется и у последней. У личинок Поликладид нет мезодермальных телобластов, но основным источником мезодермы у них, как и у Полихет, являются две клетки, происходящие от бластомера 4d (правда, от этой же клетки происходит у них и вся энтодерма).

У некоторых Поликладид имеется пелагическая личинка более простого строения — без лопастей (у *Notoplana humilis*, — по: Kato, 1940, и у *Stylochus zebra*, — по: Lütjens, McDermott, 1976), и других отрядах Турбеллярий (в том числе и в самом примитивном — Acoela) специализированные личиночные формы отсутствуют. Исключение составляет так называемая лютеровская личинка *Rhynchoscolex simplex* (отряд Catenulida), которая в общем похожа на взрослое животное, но отличается сильно вытянутой формой (30–35 × 800 мкм). На прецеребральном отделе тела (хоботок) имеются более длинные локомоторные реснички. Специальным личиночным органом, исчезающим при метаморфозе, является статоцист (Reisinger, 1924). Эта личинка явно не имеет никакого отношения к трохофоре.

Широко распространено мнение, что для Поликладид (и даже вообще для Плоских червей) развитие с мюллеровской личинкой является примитивным, но в процессе эволюции происходит переход к прямому развитию (Lang, 1884; Hatschek, 1888–1891; Jägersten, 1972; Ruppert, 1978). Рупперт строит следующий морфологический ряд: мюллеровская личинка — геттевская личинка — прямое развитие. Но этот ряд (как

и многие подобные ряды) можно читать и в противоположном направлении. Против примитивности мюллеровской личинки (и против гипотезы первичности пелаго-бентического цикла у *Bilateria*) решительно возражает Акс (Ах, 1984). Признание примитивности развития с пелагической личинкой, пишет он, неизбежно заставит нас признать также, что утрата этой личинки и переход к прямому развитию совершился у Плоских червей по меньшей мере пять раз (у *Gnathostomulida*, *Catenulida*, *Acoelomorpha*, *Macrostomida* и *Neophora*), что представляется маловероятным.

Переход от личиночного развития к прямому — явление довольно распространенное, но обычно совершается путем эмбрионизации. Это действительно наблюдается у *Planocera reticulata* — сначала внутри яйцевой оболочки формируется мюллеровская личинка, которая там же претерпевает метаморфоз, после чего к свободной жизни переходит молодой червь (Kato, 1940). В этом случае развитие становится прямым в экологическом смысле (стадия свободной личинки отсутствует), но остается сложным в морфологическом отношении, так как метаморфоз в скрытой форме сохраняется. При более далеко зашедшей эмбрионизации личиночные органы не формируются и развитие становится прямым в полном смысле слова, но при этом из яйца выходит

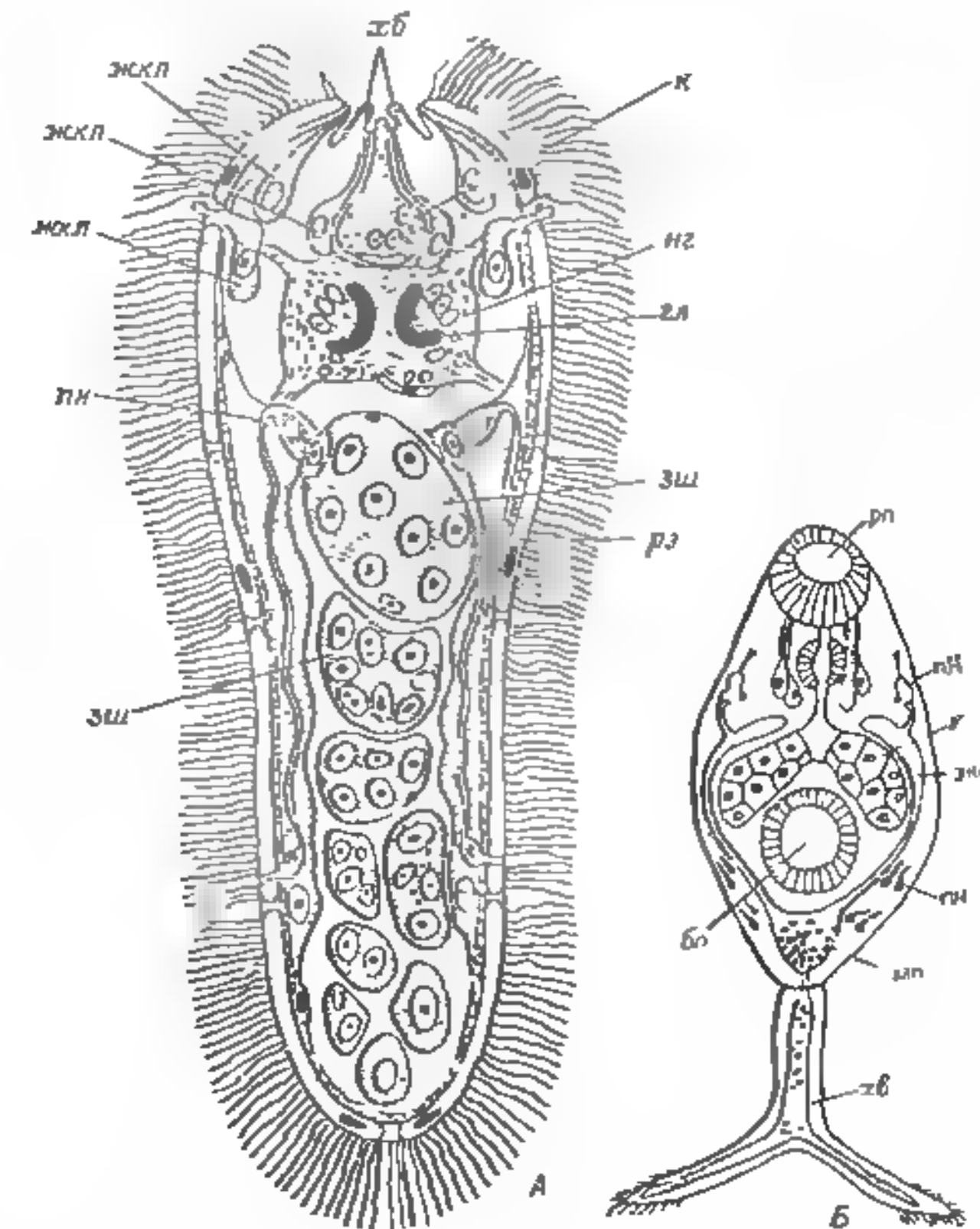


Рис. 142. Личинки Трематод.

А — мирацидий *Fasciola hepatica* (по: Kaestner, 1965), Б — фуркоцеркария (по: Гинецинская, 1968). бл — брюшная присоска, зл — глаз, жкл — железистые клетки, зш — зародышевые шары, к — зачаток кишки, мл — мочевой пузырь, нг — нервный ганглий, пн — протонефридий, рп — ротовая присоска, рз — ресничный эпителий, хб — хоботок, хв — хвост, экс — выделительные каналы.

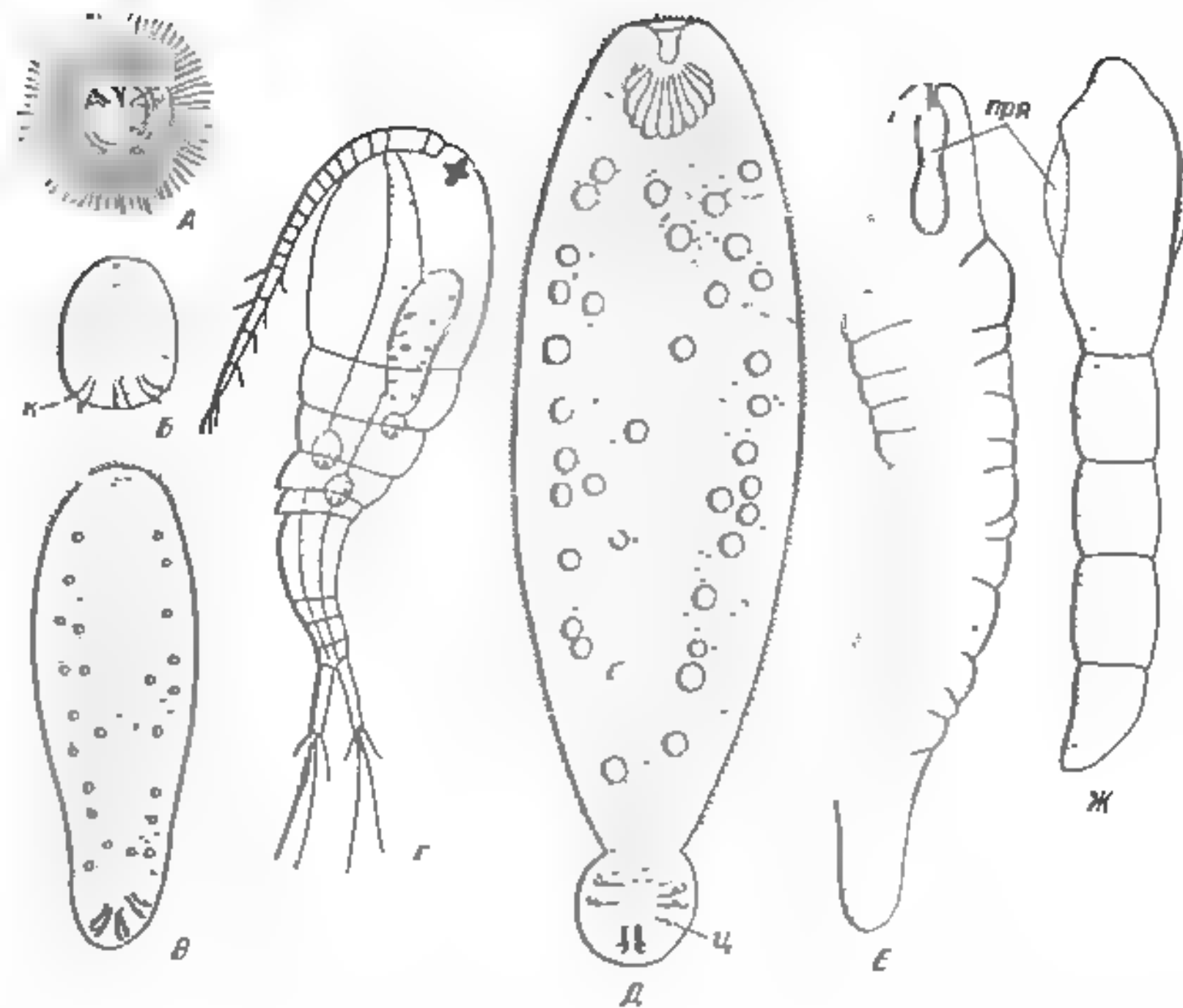


Рис. 143. Постэмбриональное развитие Широкого лентеца (по: Korschelt, Heider, 1936).

А — корацидий, Б — онкосфера, В — превращение онкосферы в процеркоид, Г — процеркоид в теле Циклопа, Д — процеркоид, Е — плероцеркоид, Ж — начало стробилиции, К — эмбриональные крючки, пря — присасывательная ямка, ц — церкомер.

животное на значительно продвинутой в морфологическом отношении стадии. Однако очень трудно себе представить переход к прямому развитию при сохранении пелагической стадии путем утраты личиночных органов, возникших как приспособление к пелагическому образу жизни. Именно такое, биологически совершенно не оправданное „выпрямление“ развития предполагает Руперт.

Тот факт, что специализированные пелагические личинки известны среди Турбеллярий почти исключительно среди Поликладид, Акс объясняет тем, что у последних тело достигает значительных размеров, но не поясняет, что лежит в основе этой корреляции. По-видимому, он имеет в виду, что более мелкие формы (до 1 мм) легко переходят к плаванию и не нуждаются в специальной расселительной стадии. Начальные стадии постэмбрионального развития этих Турбеллярий часто имеют характер неспециализированной ресничной личинки. Молодые *Solvdia* очень хорошо плавают, они проявляют положительный фототаксис и образуют большие скопления у поверхности воды на освещенной стороне аквариума (Мамкаев, 1967), а более крупные Поликладиды обладают и более массивными личинками, для поддержания которых во взвешенном состоянии требуется увеличение поверхности тела и усиление локомоторного аппарата, что и достигается образованием ресничных лопастей. Эволюционным приобретением Поликладид является не сама пелагическая стадия, а те лопасти-придатки, которые придают ей характер мюллеровской или геттевской личинки.

У ресничных личинок паразитических Плоских червей (онкомирацидия Моногеней, мирацидия Трематод, корацидия Цестод, — рис. 37, 142, А, 143, А)

покровный эпителий состоит из немногочисленных сильно уплощенных клеток, которые иногда располагаются правильными поперечными рядами (но этого недостаточно, чтобы считать его с трохофорой). Этот ресничный эпителий, унаследованный от свободноживущих предков, превратился в личиночный орган, который после установления контакта с хозяином сдувается. Остальные личиночные органы (крючки, железы проликования и т. д.) служат для заражения хозяина.

Мирацидий и онкомирацидий анатомически близки к взрослым червям и по существу являются ювенильными формами, но сохранение у них ресничного покрова все же разрешает приписать их к первичным личинкам (это один из тех случаев, когда резкое разграничение между первичными и вторичными личинками отсутствует). Более простое строение имеет корацидий, у которого под ресничным эпителием находятся только паренхима, личиночные крючки и протонефридии; эта простота объясняется отчасти полной редукцией кишечника у взрослых Цестод, а отчасти — дезэмбрионизацией.

Nemertini

В разных отрядах Немертин наблюдаются разные типы постэмбрионального развития. У более примитивных *Palaeonemertini* имеется пелагическая личинка, которая отличается от взрослого червя главным образом простотой организации. Так, у *Procerphalothrix similus* (по: Ikata, 1960) яйцевые оболочки покидает ресничная гастрюла с апикальным султанчиком, рот (бластопор) сначала располагается на вегетативном полюсе, а потом из-за разрастания эктодермы в заднеспинном меридиане смещается на брюшную сторону (рис. 69). Так же просто устроены личинки *Cephalothrix*, *Tubulatus*, *Collipora* и др. Иногда у этих личинок имеются глазки и статоцисты. Первоначальные размеры этих личинок не превышают 1–2 мм. Они планктотрофны и способны заглатывать добычу почти такого же размера, как они сами (Jägersten, 1972).

Метаморфоз имеет у Палеонемертин эволютивный характер, сколько-нибудь существенных дегенеративных явлений при этом не происходит. Только у *Cephalothrix galathea* описано сдувание личиночного кожного эпителия и замена его definitivoным (Dieck, 1874; рис. 144, А).

В отрядах *Polio-* и *Bdellonemertini* представлены ресничные личинки, сходные с таковыми Палеонемертин, но более продвинутые во развитии внутренних органов. Никаких специальных личиночных органов, кроме султанчика, у них нет.

Для представителей отряда *Heteronemertini* (*Lineus*, *Cerebratulus*, *Micrura*) характерны более специализированные личинки — пилидии. На макушке пилидия находится утолщенная апикальная пластинка с султанчиком; нижняя (вегетативная) сторона пилидия, в центре которой находится рот, утолщена и окаймлена ресничным кольцом. У *pilidium gyrans* это кольцо имеет довольно сложное строение — оно состоит из двух ресничных лент, в каждой из которых различается два ряда крупных клеток, а между этими лентами проходит один ряд безресничных клеток (Salelsky, 1912). По бокам от рта располагаются две свешивающиеся вниз лопасти, придающие пилидию характерную шлемовидную форму, на которые заходят петли ресничного кольца (рис. 144, Б). Иногда впереди и позади рта образуются такие же лопасти.

По Лакалли и Весту (Lacalli, West, 1985), ресничное кольцо пилидия *Cerebratulus* и *Micrura* состоит из одиоресничных клеток, а по Нильсену (Nielsen, 1987), у изученного им пилидия из Таньянда (вид остался неустановленным) — из клеток, несущих сложные реснички, и имеется вторая полоска одиоресничных клеток на внутренней поверхности боковых лопастей.

Как показали Лакалли и Вест (Lacalli, West, 1985), нервная система пилидия состоит из двух колец, одно из которых проходит под ресничным шнуром, а другое располагается на границе между стомодеумом и средней кишкой. Оба кольца связаны друг

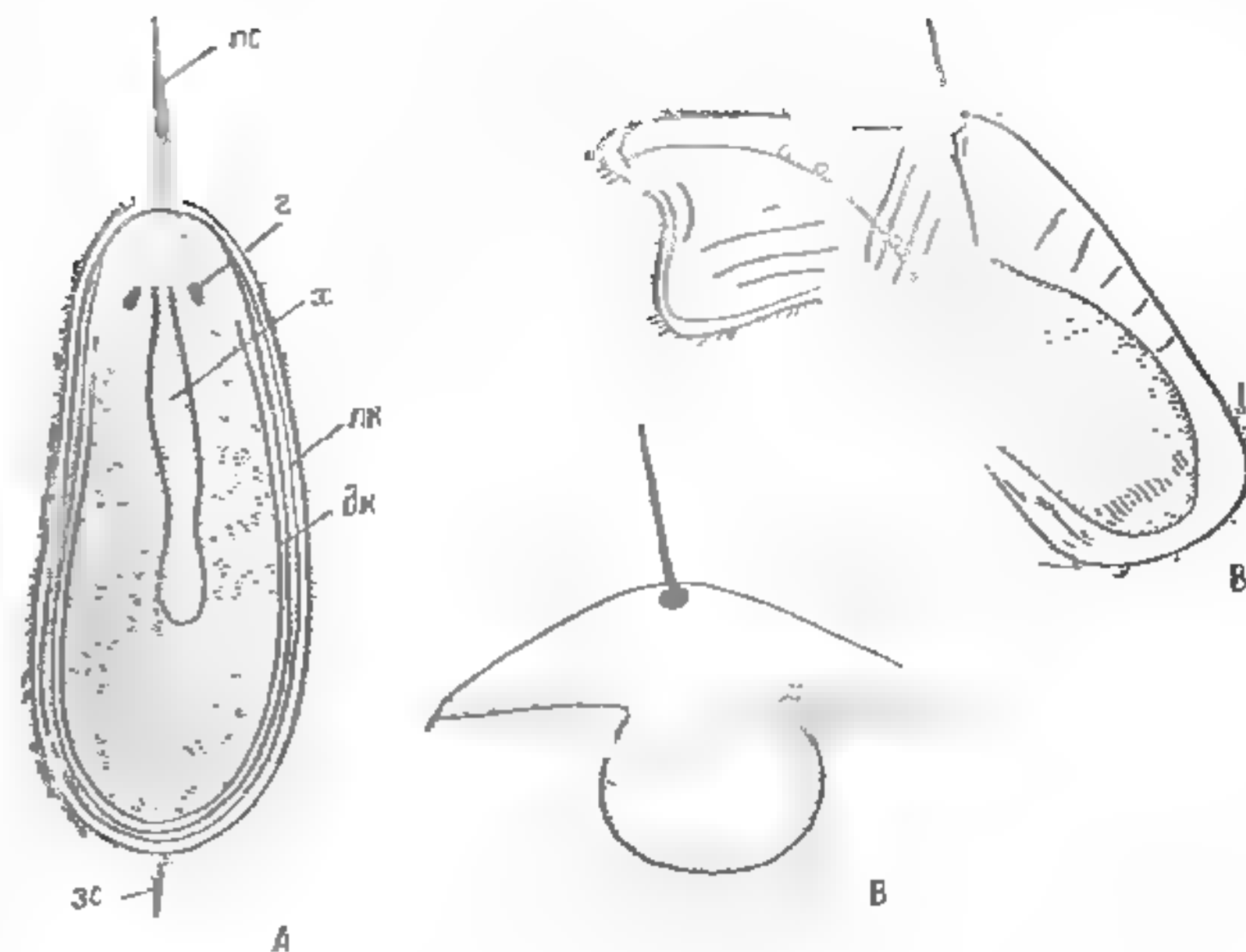


Рис. 144. Личинки Немертин.

А — поздняя личинка *Cephalothrix* (по: Иванов, 1958), Б — *pilidium gytans* (по: Шмидт, 1940), В — *p. rescurvatum* (по: Cantell, 1967), з — глаз, дж — definitive кожные покровы, зс — задний султанчик, лж — личиночные кожные покровы, лс — передний султанчик, х — хоботок.

с другим двумя латеральными нервами. Апикальный орган (который у пилидия *Lineus bilineatus* содержит многоресничные воротничковые клетки, — Cantell et al., 1982) нервных элементов не содержит. К его основанию прикрепляются мышцы, благодаря сокращению которых изменяется положение султанчика, которое в свою очередь вызывает изменение направления плавания. Очевидно, апикальный орган пилидия играет роль руля, что было впервые отмечено еще Вильсоном (Wilson, 1900).

Значительные вариации внешней формы позволяют различать несколько типов пилидиев, хотя не всегда известно, к какому виду взрослых Немертин они относятся (см.: Шмидт, 1953). Внутри пилидия просвечивает кишечник, состоящий из эктодермального пищевода и энтодермального желудка (анальное отверстие образуется только в конце метаморфоза, что можно рассматривать как отражение его позднего эволюционного происхождения). В первичной полости тела рассеяны клетки мезенхимного типа, некоторые из них дифференцируются в мышечные элементы. Мезодермальных телобластов у пилидия нет.

Многие зоологи признают гомологию ресничного кольца пилидия прототроху (Mac Bride, 1914a; Давыдов, 1914; Иванов, 1937). Трохообласты при дроблении у Немертин не различаются, но экспериментально доказано, что ресничное кольцо развивается из клеток, происходящих от микромеров 1-го и 2-го квартета (Hörstadius, 1937). Имеется ли у пилидия (и вообще у Немертин) парный зачаток мезодермы, остается спорным.

Подобно мюллеровской личинке, пилидий может быть причислен к типу протрохулы (Hatschek, 1888–1891; Bresslau, Reisinger, 1928–1933). Пилидий претерпевает ярко выраженный некробиотический метаморфоз. В его кожном эпителии образуется 7–8 утолщений (имагинальных дисков), которые погружаются внутрь

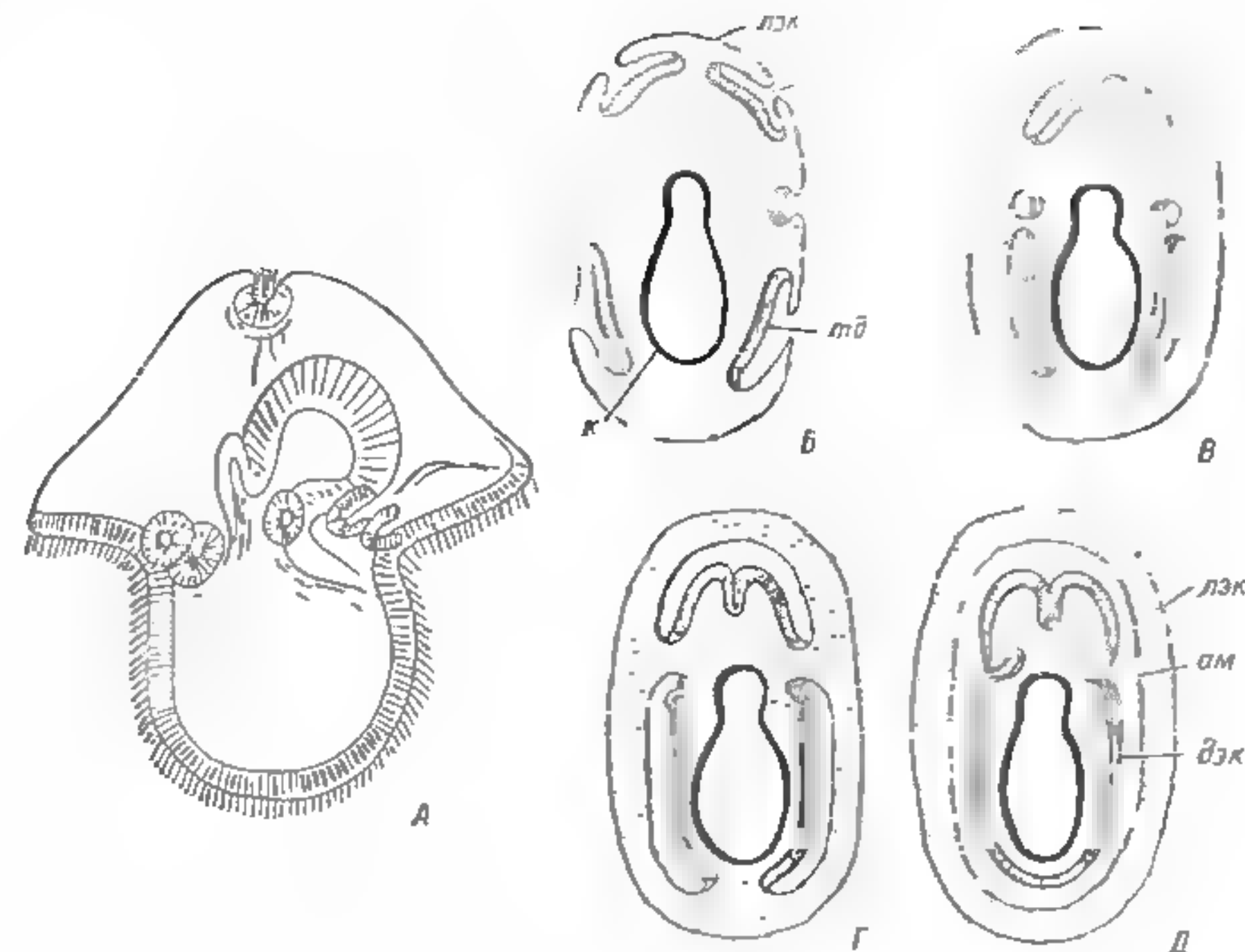


Рис. 145. Метаморфоз пилидия (по: Заленский, 1912; Давыдов, 1914).

А — внешний вид пилидия с имагинальными дисками, Б–Д — схематические горизонтальные разрезы через пилидий на последовательных стадиях метаморфоза. ам — амнион, гд — головной диск, джк — definitive эктоперма, к — кишка, лжк — личиночная эктоперма, тд — туловищный диск, цд — церебральный диск.

и обособляются в виде замкнутых пузырьков (рис. 145). В каждом пузырьке различается утолщенная внутренняя стенка (собственно диск) и более тонкая наружная (амнион). Definitивные кожные покровы немертины развиваются путем разрастания и слияния имагинальных дисков, а личиночный эпителий и амнион сбрасываются. Таким образом, внутри пилидия формируется тело червя, которое связано с его стенкой тела только в области ротового отверстия и чаще всего располагается под прямым углом к анимально-вегетативной оси, хотя возможны и другие положения (Iwata, 1972).

По внешней форме от типичного пилидия довольно сильно отличается *pilidium rescurvatum* и так называемая иватовская личинка. У *p. rescurvatum* (по: Cantell, 1956) форма тела удлиненная, как у личинок Палеонемертин, кожный эпителий образует вокруг рта воронковидное разрастание, в котором различаются одна передняя и две боковые лопасти. По краям и внутри воронки находятся более длинные реснички, не образующие, однако, ресничного шнура, а на заднем конце личинки имеется венчик ресничек, напоминающий тслотрох (рис. 144, В). Ротовая воронка может вытягиваться вперед, апикальный орган при этом несколько отселяется назад. Главная ось формирующейся внутри *p. rescurvatum* немертины совпадает с его главной осью. Близкое строение имеет и описанный Давыдовым (Давыдов, 1940) *p. incurvatum*.

Описанная Иватой (Iwata, 1958) личинка *Micruca akkeshiensis* тоже похожа на личинок Палеонемертин, но ротовое отверстие находится у нее из заднем конце,

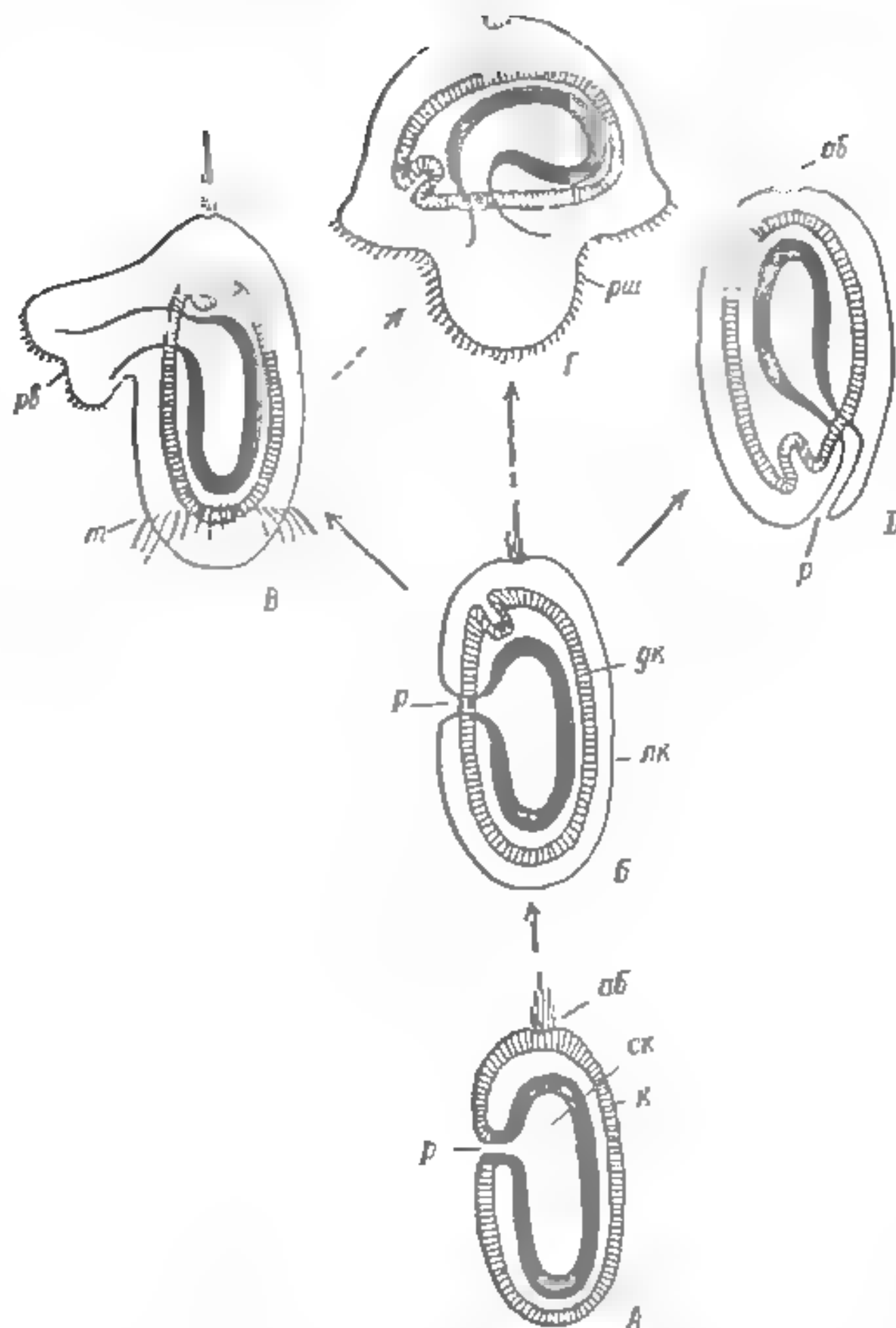


Рис. 146. Эволюционные отношения между личинками Немертин (схема, — по: Иванова-Казас, 1985б).

А — примитивная планулообразная личинка с эволютивным метаморфозом; Б — личинка, сохраняющая первоначальное строение, но с замещением личиночного кожного эпителия definitivo-ным; В — pilidium rescurvatum; Г — типичный пилидий; Д — иватовская личинка, об — аборальный орган, дк — definitivo-ный кожный эпителий, к — кожный эпителий, лк — личиночный кожный эпителий, р — рот, рв — ротовая воронка, рш — ресничный шнур, ск — средняя кишка, г — телотрох.

а метаморфоз протекает так же, как у пилидия. При этом передний конец червя оказывается обращенным к вегетативному полюсу, а задний — к анимальному.

У некоторых Heteronemertini (например, у *Lineus desori*) развитие стапо прямое, так как стадия пилидия амбрионизирована; об этом свидетельствует происходящая во время эмбрионального развития замена провизорного кожного эпителия definitivo-ным. У *L. ruber* амбрионизация сочетается с адельфофагией — часть заключенных в кладке яиц не развивается, а заглатывается развивающимися зародышами (Шимит, 1962).

Эволюционные отношения между разными типами постэмбрионального развития

Немертин разные авторы понимают по-разному. Кантелл (Cantell, 1969) считает развитие с пилидием более примитивным. Близких взглядов придерживается и Сальвини-Плавен (Salvini-Plawen, 1980b), который сближает пилидия с геттевской личинкой. Однако гораздо более убедительны представления Иваты, который считает примитивным развитие Палеонемертин с их гастролопоподобной личинкой и эволютивным метаморфозом. К этому можно добавить, что и в проморфологическом отношении личинки Палеонемертин более примитивны (см. ниже). У Noplo- и Bdelionemertini личинки имеют более сложное строение, но сохраняют тот же характер развития. Только у Heteronemertini выработалась более специализированная личинка — пилидий, превращение которого во взрослого червя сопровождается некробиотическим метаморфозом.

Особый интерес представляет вопрос, какое место занимают р. rescurvatum и р. incurvatum. Давыдов (1940) полагал, что р. incurvatum возник в результате гипертрофии передней лопасти, но более правдоподобной представляется идея, что это относительно примитивные личиночные формы (Беклемишев, 1970; Jägersten, 1972). Они близки к личинке Палеонемертин в проморфологическом отношении, от которых отличаются только наличием ротовой воронки и телотроха. Тот факт, что продольная ось червя совпадает с таковой пилидия, тоже следует считать примитивным признаком. Переход от р. rescurvatum к типичному пилидию предполагает редукцию послеротового отдела и телотроха и новообразование экваториального ресничного кольца, сравнимого с прототрохом, а также изменение проморфологических отношений и утрату прямой преемственности между морфологическими осями личинки и взрослого червя. Можно предположить также, что окологротовые лопасти пилидия произошли из боковых краев воронки.

Предметом разногласий служит и эволюционная трактовка иватовской личинки. Сам Ивата расценивает эту личинку как „дезоровскую“, адаптировавшуюся к плавающему образу жизни, и как переходную к пилидию. В более поздней работе он (Iwata, 1960) уже не связывает ее с пилидием, но продолжает выводить из „дезоровской личинки“. Но с такой трактовкой очень трудно согласиться, так как имагинальные диски при дезоровском типе развития могут быть поняты только как результат эмбрионизации пилидия или иной личинки с некробиотическим метаморфозом, а не как „преадаптация“ к таковому.

По мнению Егерстена, иватовская личинка произошла путем упрощения внешней формы пилидия. Это предположение должно быть отвергнуто по тем же соображениям, что и выведение прямого развития Поликладид из развития с мюллеровской личинкой. Самое вероятное, что различные личинки Гетеронемертин произошли от какой-то общей личиночной формы, уже имевшей некробиотический метаморфоз, но эволюционировали в разных направлениях (что схематически изображено на рис. 146).

Echiurida и Sipunculida

У Эхиурид (например, у *Echiurus abyssalis*) представлены планктотрофные личинки с полным набором характерных для типичной трохофоры признаков, но встречаются и личинки абберантного строения. В частности, лецитотрофная личинка *Bopeilia* отличается червеобразной формой тела и сплошным ресничным покровом, в котором различаются два кольца более длинных ресничек, соответствующие прото- и телотроху. Внутренняя организация этой личинки тоже упрощена (Baltzer, 1931).

У большинства Сипункулид (см.: Rice, 1975, 1978) имеется личинка с султанчиком и прототрохом; Сальвини-Плавен (Salvini-Plawen, 1980b) называет ее трихосферой. Прототрох иногда имеет форму широкого пояса коротких ресничек (рис. 147, А) или узкой полоски клеток с длинными ресничками. В некоторых случаях имеется также метатрох, который, однако, не служит для питания (эта стадия развита у всех метатрох, который, однако, не служит для питания (эта стадия развита у всех

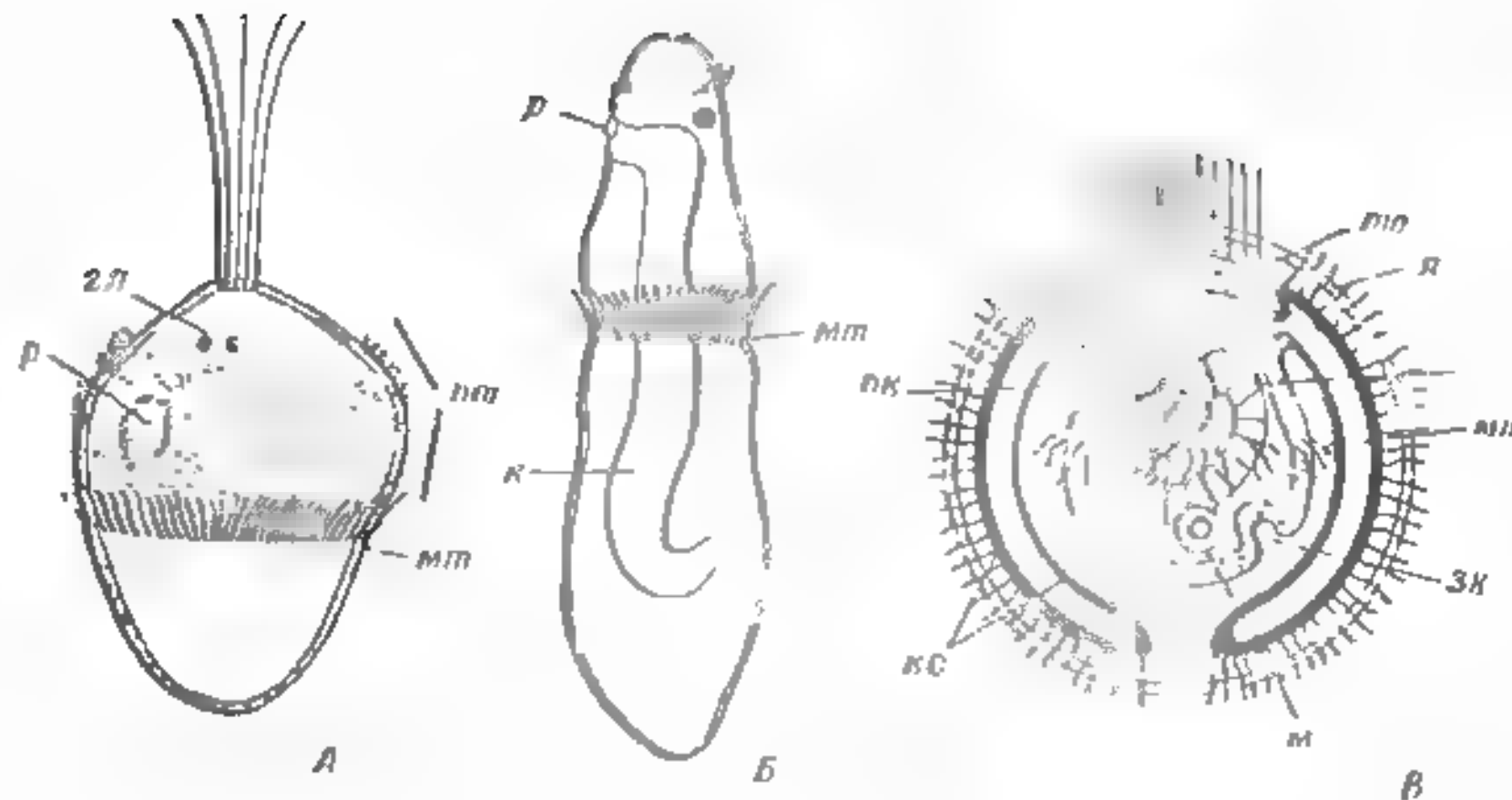


Рис. 147. Личинки Сипункулид.

А и Б — трохофора и пелагосфера *Phascolosoma vulgare* (по: Gerould, 1907), В — „серозная личинка“ *Sipunculus nudus* (по: Jägersten, 1972). 2л — глаза, зк — задняя кишка, к — кишка, кс — кожная складка, м — мезобласт, мт — метатрох, пк — передняя кишка, пл — прототрох, р — рот, ск — средняя кишка, тп — теменная пластинка, я — яйцевая оболочка.

Сипункулид лецитотрофна). Метатрох более характерен для следующей стадии пелагосферы, у которой он является основным локомоторным органом (рис. 147, Б). Подобно метатрохофоре Полихет, пелагосфера представляет собой переходную стадию от трохофоры к взрослому животному (для личинок, соответствующих этой стадии, я предлагаю собирательное название посттрохофоры). Для нее характерно также расчленение тела на головной отдел, который способен втягиваться внутрь, грудной отдел, несущий метатрох, и туповишный отдел с органом прикрепления на заднем конце. У пелагосферы уже имеется вторичная полость тела, стенки которой развиваются за счет двух первичных мезобластов. Бывают пелагосферы лецитотрофные и планктотрофные; в последнем случае имеется хорошо развитый кишечник с анальным отверстием, сдвинутым по спинной стороне вперед, как у взрослых Сипункулид. Захвату пищевых частиц содействуют реснички, окружающие ротовое отверстие. Позади рта располагается узкая, покрытая ресничками лопасть („губа“), которая может функционировать как ползательная подошва (Jägersten, 1972). Своеобразное строение имеет личинка *Sipunculus nudus* (Hatschek, 1884; Rice, 1988). Кожный эпителий в предротовой части этой личинки разрастается в форме складки, прикрывающей всю гипосфару (рис. 147, В). Наружный листок этой складки („сероза“) несет реснички, которые высовываются сквозь яйцевую оболочку наружу; на абсорбальном полюсе имеется пучок более длинных ресничек. По-видимому, „сероза“ соответствует не только прототроху, но всей эктодерме эписферы. На нижней части личинки под кожной складкой имеется метатрох. Когда личинка освобождается от яйцевой оболочки, вместе с последней отбрасывается и „сероза“. Эта личинка, названная Сальвини-Плавеном серозной, относится к категории эндоларвы. Затем следует стадия пелагосферы.

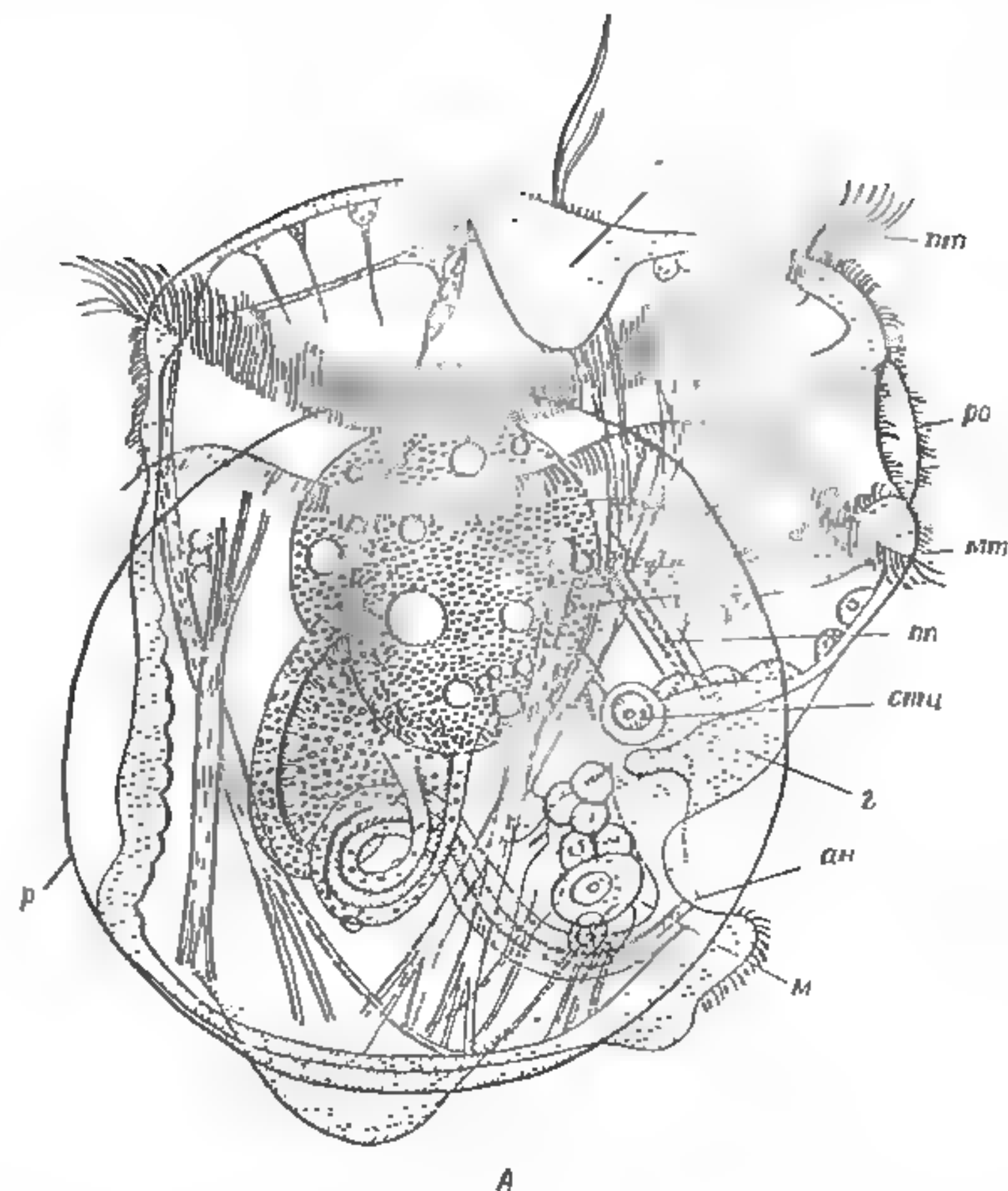
У Моллюсков представлены следующие личиночные формы: ресничная бластула, трохофероподобная личинка, велигер и эндоларва; у Двустворчатых встречаются также личинки, приспособленные к паразитизму, — глохий и лазидий, которые, по-видимому, представляют собой видоизмененную ювенильную форму и далеки от трохофоры. Бластуподобные личинки описаны у некоторых Двустворчатых моллюсков (Медведева, Малахов, 1983; Касьянов и др., 1983) и у *Potella* среди Брюхоногих (Raffan, 1886). Как у соответствующей личинки *Polygordius*, ресничный покров у нее уже дифференцирован (рис. 72, А). У *Teredo malleolus* из яйцевой оболочки выходит ресничная морула (Bandell, 1988), а у *Solemya reidi* — ресничная гастрюла (Gustafson, Reid, 1986).

Трохофероподобную стадию проходят в своем развитии Хитоны (Heath, 1918), некоторые Соленогастры (*Epimeria*, — Baba, 1938, 1940), Полатонотие (Ковалевский, 1883), некоторые Двустворчатые (*Dreissena*, *Macra* и др., — Meisenheimer, 1901; Медведева, Малахов, 1983; Касьянов и др., 1983) и многие Prosobranchia среди Брюхоногих (см.: Fretter, Graham, 1962). Строение прототроха у этих личинок довольно сильно варьирует. Он состоит из трех рядов ресничных клеток у *Dentalium* и *Macra*, сначала из двух, а потом из трех у *Patella*. У большинства Prosobranchia он состоит всего лишь из одного ряда клеток. Телотрох имеется только у *Epimeria*, но к нему приравнивается пара ресничных клеток на заднем конце личинки *Patella*. Чувствительный султанчик имеется не всегда. Анальное отверстие часто отсутствует. Обычно имеются два первичных мезобласта, но настоящие мезодермальные полосы формируются сравнительно редко (например, у *Potella*).

Метаморфоз осуществляется у Хитонов и Соленогастров путем постепенного изменения формы тела, а у Conchifera он усложнен проявлением дополнительной личиночной стадии — велигера, который в стадийном отношении соответствует метатрохофоре Полихет и пелагосфере Сипункулид, т. е. является посттрохофорой. Еще на стадии трохофорной личинки на ее дорсальной стороне появляется глубокое впячивание — раковинная железа. Особенно рано появляется зачаток раковинной железы у *Valvula* (у *Unio* и *Dreissena* — одновременно с гастрюляцией, — Lilje, 1895; Meisenheimer, 1901), что может служить хорошим примером гетерохронии. После выворачивания этой железы начинается формирование раковины и появляется зачаток ноги. У Opisthobranchia и некоторых других Gastropoda нога выделяет крышечку, замыкающую устье раковины. Тело личинки становится более массивным, но она продолжает вести плавающий образ жизни. Поэтому происходит усиление локомоторного аппарата — прототрох превращается в парус (velum). К этому времени обычно образуется метатрох и пищевая бороздка (рис. 148).

У велигеров Scaphopoda и Bivalvia (*Teredo*, *Ostrea*, — Hatschek, 1881a; Erdmann, 1935; Waller, 1981) парус имеет форму кольцеобразного утолщения кожи, реже он разделяется на две лопасти. У Европейской устрицы в нем различаются четыре ресничные ленты: 1) внутреннее преоральное кольцо коротких ресничек с неясной функцией, 2) соответствующее прототроху наружное преоральное кольцо длинных и сложных локомоторных ресничек (синцилий), причем клетки этого кольца располагаются двумя рядами, 3) зона коротких адоральных ресничек (пищевая бороздка) и 4) метатрох — посторальное кольцо синцилий (Waller, 1981).

У велигера *Haliotis* парус мало отличается от прототроха, но у большинства Брюхоногих моллюсков он имеет форму двуслойной пластинки (кожной складки), по краю которой проходят прототрох, метатрох и пищевая бороздка, и разделяется на две или более лопасти. У некоторых Prosobranchia парус образует несколько (до 6) пар длинных щупальцеобразных выростов (Давыдов, 1940). По данным Нильсена (Nielsen, 1987), прототрох и метатрох у Gastropoda состоят из сложных ресничек, в работе которых



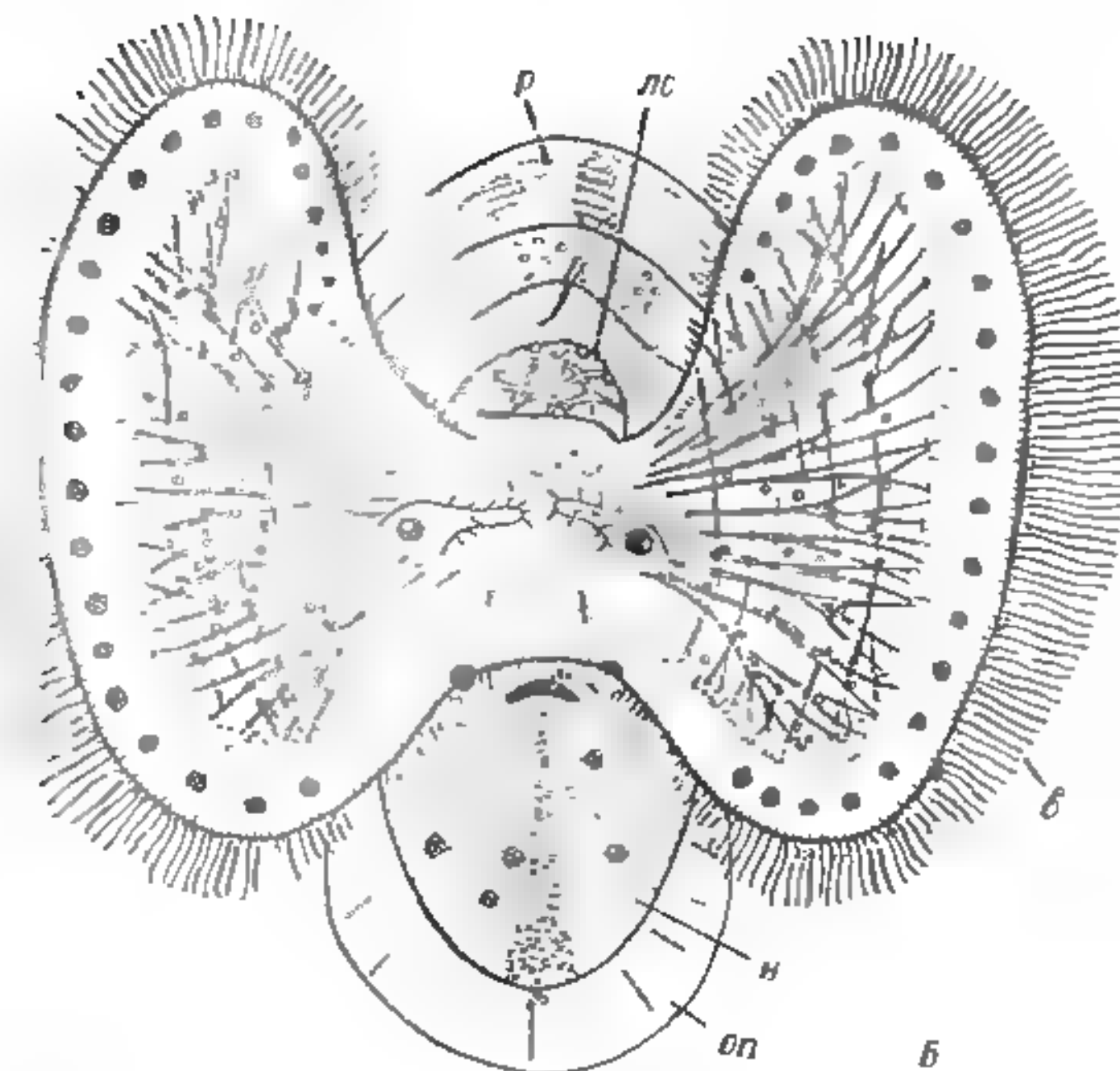
А

Рис. 148. Велигеры Моллюсков.

А — *Teredo* (вид сбоку, — по: Hatschek, 1881a), Б — *Crepidula* (вид спереди, — по: Werner, 1955). ан — анус, в — велум, г — ганглий, лс — личиночное сердце, м — мезодермальная полоска, мт — метатрох, н — нога, оп — оперкулум, пп — проток почки, пг — прототрох, р — раковина, ро — ротовое отверстие, стп — статост, тп — темная пластинка.

наблюдается леоплектический метакризм. Работа локомоторного и питающего аппарата велигера описана в ряде работ (Werner, 1955; Strathmann, Leise, 1979, и др.).

На стадии велигера начинает функционировать кишечник; в нем различаются передняя кишка (иногда с зачатком радулы), желудок с печеночными придатками и тонкая кишка. Органы чувств представлены глазами, статостами; появляются зачатки дефинитивных ганглиев. Ганглии возникают из независимых разрастаний эктодермы. У велигера *Halotis tuberculatus* сначала появляются зачатки церебральных, а потом pedalных ганглиев; после завершения I-й фазы торсионного процесса (см. ниже) образуются плевральные ганглии, а париетальные и висцеральные — лишь после перехода к ползающему образу жизни (Crofts, 1937). *Aplysia californica* проделывает торсию еще до вылупления личинки. У новорожденного велигера *Aplysia* уже имеются церебральный и pedalный ганглии, затем последовательно появляются оптические, плевральные, висцеральные и буккальные; генитальные ганглии развиваются



Б

Рис. 148 (продолжение).

только у взрослых животных в период полового созревания (Krigstein, 1977). Петракторы головы и ноги и другие мышцы развиваются рано. У велигеров *Teredo*, *Dreissena* и *Ostrea* имеются протонефридии (Hatschek, 1881a; Meiselheimer, 1901; Erdmann, 1935; Waller, 1981), а у велигеров некоторых Брюхоногих моллюсков — личиночная почка и личиночное сердце (органы, не свойственные ни другим трохофорным личинкам, ни взрослым Моллюскам, — Fretter, Graham, 1962; Bonai, 1978).

Движение велигеров направлено преимущественно каерху, но при малейшем беспокойстве парус и нога втягиваются в раковину (у *Valvia* створки раковины смыкаются), и велигер, как песчинка, падает на дно. После того как нога достигнет достаточного развития, личинка приобретает способность не только плавать, но и ползать по дну; эту стадию называют педивелигером.

Как указывает Хадфилд (Hadfield, 1978a), стимулом для начала метаморфоза у Моллюсков служат внешние факторы; из них самыми важными являются свойства субстрата, на который опускается личинка. Для многих видов имеет значение, гладкая ли его поверхность или шероховатой, горизонтальной или отвесной, а также степень освещенности, присутствие бактериальной пленки и других растений и животных. Все эти факторы воспринимаются с помощью глаз, статостов, механорецепторов. Экспериментально показано, что у Голожаберного моллюска *Phasilla strobilata*, обитающего на Коралловых полипах *Porites compressa*, индуктором метаморфоза может служить экстракт из этих Кораллов. Воспринятая через органы чувств информация о наличии необходимых внешних условий через нервную систему каким-то образом индуцирует начало составляющих метаморфоз морфогенетических процессов.

Но сразу после вылупления из яйца личинки Моллюсков еще не обладают компетентностью — способностью реагировать на наличие индуцирующих метаморфоз

факторов; эта способность появляется лишь после достижения определенной морфологической стадии (например, стадии педишельгера у *Vivalvia*).

Во время метаморфоза упомянутые выше личиночные органы редуцируются, а дефинитивные завершают свое развитие. Парус при этом резорбируется или отбрасывается. У *Phestilla* все ресничные клетки паруса отделяются от подлежащих тканей и поедаются молодым моллюском (Вопат, 1978). У *Gastropoda* дефинитивная раковина часто отличается от личиночной по форме, так как во время метаморфоза изменяется характер ее роста. Так, у *Patella* и *Fissurella* личиночная раковина имеет спирально закрученную форму, а дефинитивная — форму колпачка, а у *Opisthobranchia* раковина из левозакрученной становится правозакрученной или же (у многих *Nudibranchia* и *Pteropoda*) вообще отбрасывается. После этого у *Clione limacina* и других Крыложаберных моллюсков, которые остаются плавающими животными и во взрослом состоянии, тело личинки удлиняется, и на нем развиваются 3 дополнительных ресничных кольца, так что получается личинка политрохного типа. Эти дополнительные кольца служат только для плавания; у *Pneumodermopsis* они состоят из сложных ресничек. Позднее ресничное движение заменяется мышечным с помощью хлопающих движений двух симметричных лопастевидных разрастаний ноги (Lebour, 1931).

Говоря о постэмбриональном развитии Моллюсков, нельзя обойти молчанием процессы, имеющие отношение к установлению характерной для организации *Gastropoda* асимметрии. Последняя является следствием так называемой торсии — поворота внутренностного мешка вместе с раковиной и мантийным комплексом органов по отношению к голове и ноге против часовой стрелки (если смотреть со спинной стороны). У наиболее примитивных Брюхоногих моллюсков (*Prosobranchia*) этот поворот достигает 180° и приводит к тому, что мантийная полость и находящиеся в ней органы занимают переднее положение, а плевро-висцеральные комиссуры перекрещиваются. У других *Gastropoda* мантийный комплекс задерживается где-то на правой стороне тела и наблюдается редукция первично-левых органов (ктенидия, почки, предсердия). У *Prosobranchia* *Diotocardia* (*Trochus*, *Heliotis*, *Acmaea*) торсионный процесс происходит на стадии велигера. По описанию Бутана (Boutan, 1899, — цит. по: Иванов, 1940), он завершается за несколько часов или даже минут и производит впечатление нервно-мышечного акта. Более новые наблюдения Крофтса (Crofts, 1955) показали, что у *Heliotis* первые признаки асимметрии проявляются еще раньше в более сильном развитии правой мезодермальной полосы, которая дает начало мощному мышечному пучку, один ковец которого прикрепляется к вершине раковины, а другой рассыпается на отдельные волокна, частично переходящие на левую сторону и прикрепляющиеся к парусу, ноге и мантии. Сокращение этой асимметричной мышцы и вызывает поворот внутренностного мешка на 90°. Эта первая фаза торсионного процесса завершается за 3–6 ч, а вторая фаза протекает более медленно (8–10 дней) и осуществляется путем неравномерного роста после перехода личинки к донному образу жизни.

У других Брюхоногих моллюсков торсионный процесс происходит без участия мышц только за счет неравномерного роста, а у *Opisthobranchia* во время метаморфоза происходит частичная деторсия, в результате которой анус, отверстие оставшейся первично-правой почки и первично-правый ктенидий снова занимают заднее положение.

Для объяснения причин, вызвавших возникновение асимметрии у *Gastropoda*, было высказано немало интересных гипотез (см.: Иванов, 1940). Из более старых лучше всего разработана гипотеза Нафа (Naeff, 1913), который обратил внимание на присущую этим Моллюскам „физиологическую торсию“, т. е. способность с помощью мышечных сокращений поворачивать раковину с внутренностным мешком по отношению к голове и ноге почти на 180°. По предположению Нафа, предки *Gastropoda* (подобно примитивным Головоногим моллюскам) были свободноплавающими жи-

вотными и имели планоспиральную экзогастрическую раковину, а велигер является не модифицированной трохофорой, а онтогенетическим повторением этой филогенетической стадии. После перехода первичных *Gastropoda* к ползающему образу жизни свешивавшийся спереди завиток раковины стал давить на голову и мешать движению. Позже у Моллюсков стали держать раковину в повернутом (сначала на 90°, а потом на 180°) положении. Такое ставшее привычным положение внутренностного мешка поддерживалось сначала мышечными усилиями, а потом произошли закрепляющие его анатомические изменения. Развитию асимметрии способствовало также изменение формы раковины из планоспиральной к более компактной турбоспиральной.

В настоящее время большей популярностью пользуется гипотеза Гарстанга (Garstang, 1928a), который не придавал онтогенетическим стадиям рекалитупляционного значения. По Гарстангу, торсионный процесс возник в результате мутации, проявившейся в одностороннем развитии личиночных мышц. Эта мутация оказалась полезной не взрослому животному, а личинке, так как сдвинувшаяся вперед мантийная полость стала служить пространством, в которое велигер может в случае опасности втягивать голову и ногу. Эта личиночная мутация и создала класс *Gastropoda*.

Егерстен (Jägersten, 1972), возражая Гарстангу, справедливо замечает, что возможность втягивать голову и ногу в раковину так же полезна взрослым животным, как и их личинкам, и даже больше, так как маленькие велигеры заглатываются хищниками целиком. Сам Егерстен полагает, что изменения в расположении органов сначала произошли у взрослых животных, а потом сдвинулись и на личиночную стадию.

Еще одну гипотезу высказали Мниичев и Старобогатов (1972), по которым торсионный процесс возник у личинок под влиянием гидродинамических сил и обусловлен необходимостью совмещения на одной вертикальной оси локомоторного аппарата и центра тяжести. Из-за турбоспиральной формы раковины центр тяжести оказывается в стороне от этой оси, что вызывает „нежелательный эффект вращения личинки при парении“, а поворот внутренностного мешка на 180° этот эффект устраняет. Следует, однако, заметить, что вращательные движения наблюдаются при плавании большинства ресничных личинок и, по-видимому, не снижают их жизнестойкость. Поэтому нежелательность и необходимость устранения „эффекта вращения“ не кажутся достаточной причиной для настолько значительного изменения плана строения личинки, что оно распространяется даже на организацию взрослого животного.

Своеобразно протекает метаморфоз и у паразитирующих в Голопутиях Брюхоногих моллюсков *Entocolax ludwigi* и *Pareneroxenos dogieli* (Шванвич, 1946; Иванов, 1949). У них из яйца выходят поздний велигер, у которого многие зачатки остаются недоразвитыми. В теле личинки различается головной отдел, покрытый ресничками (на стоящего паруса нет), нога с крышечкой и заключенный в раковину внутренностный мешок. Из внутренних органов имеется зачаток передней кишки, группа богатых желтком клеток зитодермы, несколько скоплений ганглиозных клеток и зачаток нервной системы; у *Entocolax* имеются также статисты. Эти личинки некоторое время плавают и подают в кишечник голопути, где претерпевают некробиотический метаморфоз: крышечка, раковина и значительная часть внутренностного мешка отбрасывается, а из передней части тела личинки развивается червеобразное взрослое животное, установить принадлежность которого к типу Моллюсков без знания его развития было бы невозможно.

Кроме типичных планктотрофных или лецитотрофных велигеров у Моллюсков встречаются также личинки типа эндолярвы (*Hüllglockenlarve*, — по: Salvini-Plawen, 1980b). Такие личинки представлены у Соленогастра *Neomelia* (Thompson, 1960) и Двустворчатых моллюсков *Yoldia*, *Nucula* (Drew, 1899) и *Solemya* (Custafson, Reid, 1986). У них в конце гастрულიи часть эктодермальных клеток погружается внутрь;

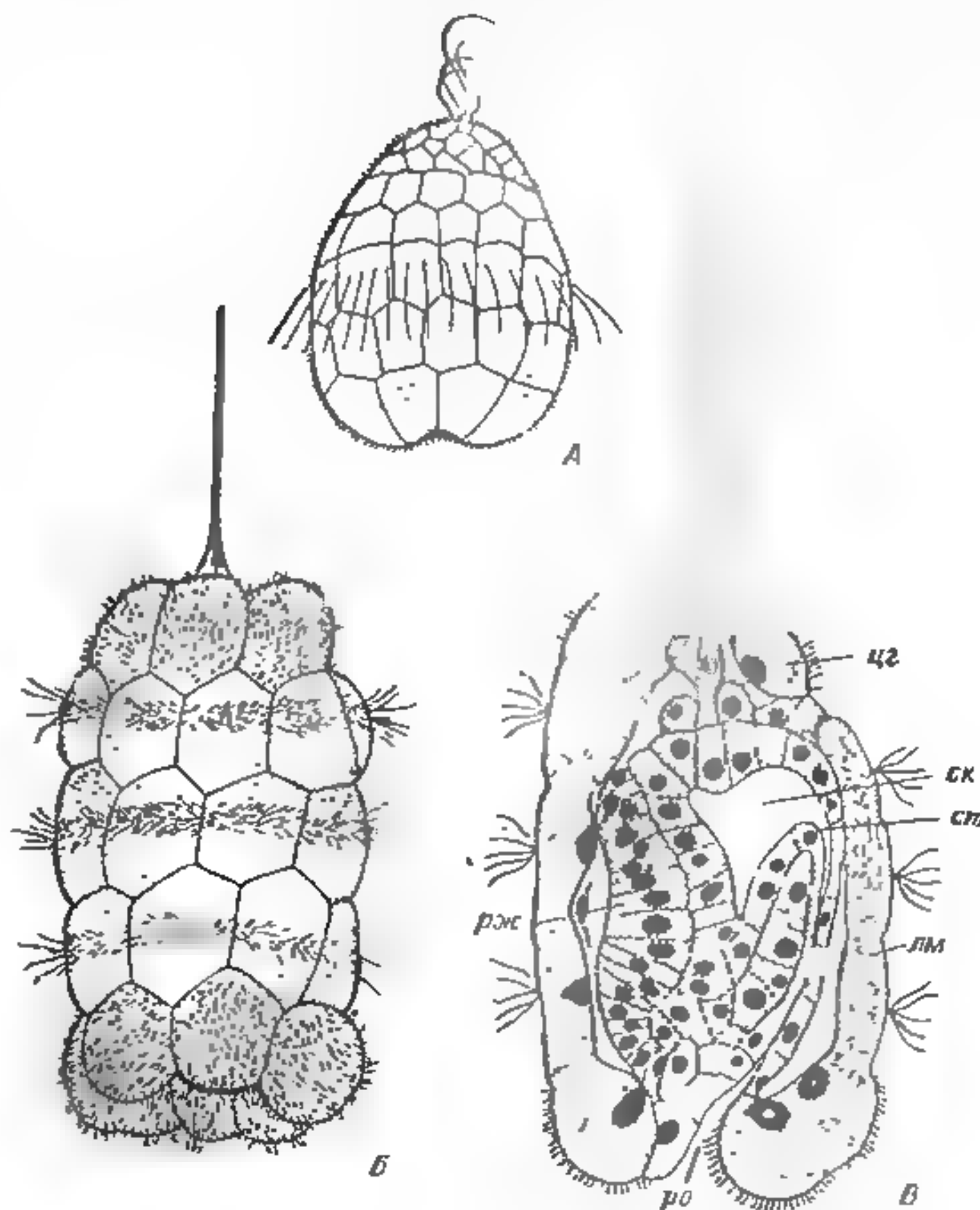


Рис. 149. Эндоларвы Моллюсков.

■ — личинка *Neotema* (по: Thompson, 1960), Б и В — внешний вид и сагиттальный разрез через личинку *Yoldia* (по: Drew, 1899). лм — личиночная мантия, рж — раковинная железа, ро — ротовое отверстие, жк — средняя кишка, ст — стомодеум, цг — церебральный ганглий.

формируются передняя и задняя кишка и definitive кожные покровы. Оставшаяся на поверхности часть эктодермы образует так называемую личиночную мантию (рис. 149), апикальная часть которой состоит из мелких клеток, несущих длинные реснички, а ниже располагаются пять венцов более крупных клеток. Клетки 3-го венца у *Neotema* и 2-4-го венцов у *Yoldia* несут покомоторные реснички и соответствуют прототроху, остальные клетки снабжены более короткими ресничками. Эти личинки лецитотрофны; у *Neotema* в клетках энтодермы и личиночной мантии содержится много желтка. Незадолго до метаморфоза задний конец definitive тела *Neotema* начинает высовываться из-под личиночной мантии, и на нем появляется телотрох; затем личиночная мантия втягивается внутрь и используется как питательный материал.

У *Solemya reidi* личиночная мантия равномерно покрыта ресничками, ее распад во время метаморфоза начинается с заднего конца, а ее последние остатки заглатываются личинкой. Во взрослом состоянии этот Моллюск кишечника не имеет, питание осуществляется с помощью симбиотических хемосинтезирующих бактерий. Метаморфоз включает в себя и релукцию кишечника (Custafson, Reid, 1986).

Одной из основной личиночной формой Моллюсков является велигер, именно такая личинка чаще всего вылупляется из ийца и сохраняется в течение всего, обычно длительного, пелагического периода. Для велигера (и других постстрофорных личинок) характерно, что в его организации сочетаются типично личиночные признаки (важнейшим из которых является парус) с definitive (с расчленением тела на голову, ногу и заключенный в раковину внутренностный мешок). Егерстен (Jägersten, 1972) предполагает, что у многих животных, в том числе и у Моллюсков, в процессе эволюции происходит смещение definitive органов на личиночную стадию, и назвал это явление адултация. Не менее вероятно, однако, что одновременное присутствие личиночных и definitive органов обусловлено удлинением пелагического периода, которое произошло за счет включения в него начальных стадий метаморфоза, из-за чего продлилось и существование в более или менее модифицированном виде личиночных органов. Такой переход от личиночного образа жизни к definitive на более поздней морфологической стадии развития по аналогии с эмбрионизацией можно было бы назвать ларвизацией.

У многих Моллюсков (например, у *Pulmonata*) велигер эмбрионизирован, а личиночные органы остаются недоразвитыми или вовсе не формируются. Бесследно исчезла стадия велигера у Головоногих моллюсков.

Kamptozoa

Камптозои — небольшая группа с неясным систематическим положением, некоторые авторы относят их к Мшанкам, другие считают их самостоятельным типом, близким к *Scolecida*. Камптозои ведут прикрепленный образ жизни и способны к бесполому размножению, представители сем. *Loxosomatidae* остаются одиночными и в ограниченной степени могут передвигаться, а *Pedicellinidae* и *Varentsiidae* образуют колонии. При таком образе жизни большое значение имеет расселительная функция личинок.

У *Loxosomatidae* преобладают ползающие личинки, а у *Pedicellinidae* — плавающие. В большинстве случаев личинки планктотрофны, встречаются и лецитотрофные личинки (например, у *Loxosomella vivipara*). Тело личинки снабжено прототрохом, состоящим из ряда толстых синцилий, над которым располагается ряд более коротких и нежных ресничек (рис. 150). Эписфера выпуклая и иногда имеет форму высокого купола, поэтому Сальвини-Плавен (Salvini-Plawen, 1980b) предлагает называть личинку Камптозоев толофорой (от *tholos* — купол). Гипосфера уплощенная и покрыта короткими ресничками, на ней располагаются рот и анус. Так как личинки Локсозоматид ползают на гипосфере, у них возникла новая переднезадняя ось, расположенная под прямым углом к анимально-вегетативной оси, т. е. личинка плагнаксонная. Абсорбальный орган обычно несколько сдвинут вперед (рис. 150, А). Кроме того, у переднего края эписферы находится своеобразный фронтальный орган. У личинок *Loxosomatidae* он парный, содержит два глазка довольно сложного строения (Woolacott, Eakin, 1973) и ослзательные реснички. С фронтальным органом связан парный нервный ганглий, а вокруг него располагаются железы, выделяющие клейкий секрет.

У *Loxosoma pectinaricola*, которая обитает на поверхности тела Полихеты *Pectinaria belgica*, апикальный орган личинки устроен довольно сложно. В нем различаются клетки четырех типов: мультицилиарные, несущие длинные реснички, моноцилиарные с более короткими ресничками, вакуолярные клетки и эпителиально-мышечные, служащие для втягивания этого органа. Предполагается, что апикальный орган воспринимает химические раздражения, исходящие от Полихеты-хозяина. Фронтальный орган развит у *L. pectinaricola* слабо и не содержит глаз; ползательная подошва тоже отсутствует (Sensenbaugh, 1987).

Еще более простое строение имеет фронтальный орган у личинок *Pedicellinidae* и *Varentsiidae* — он непарный и тоже лишен глаз.

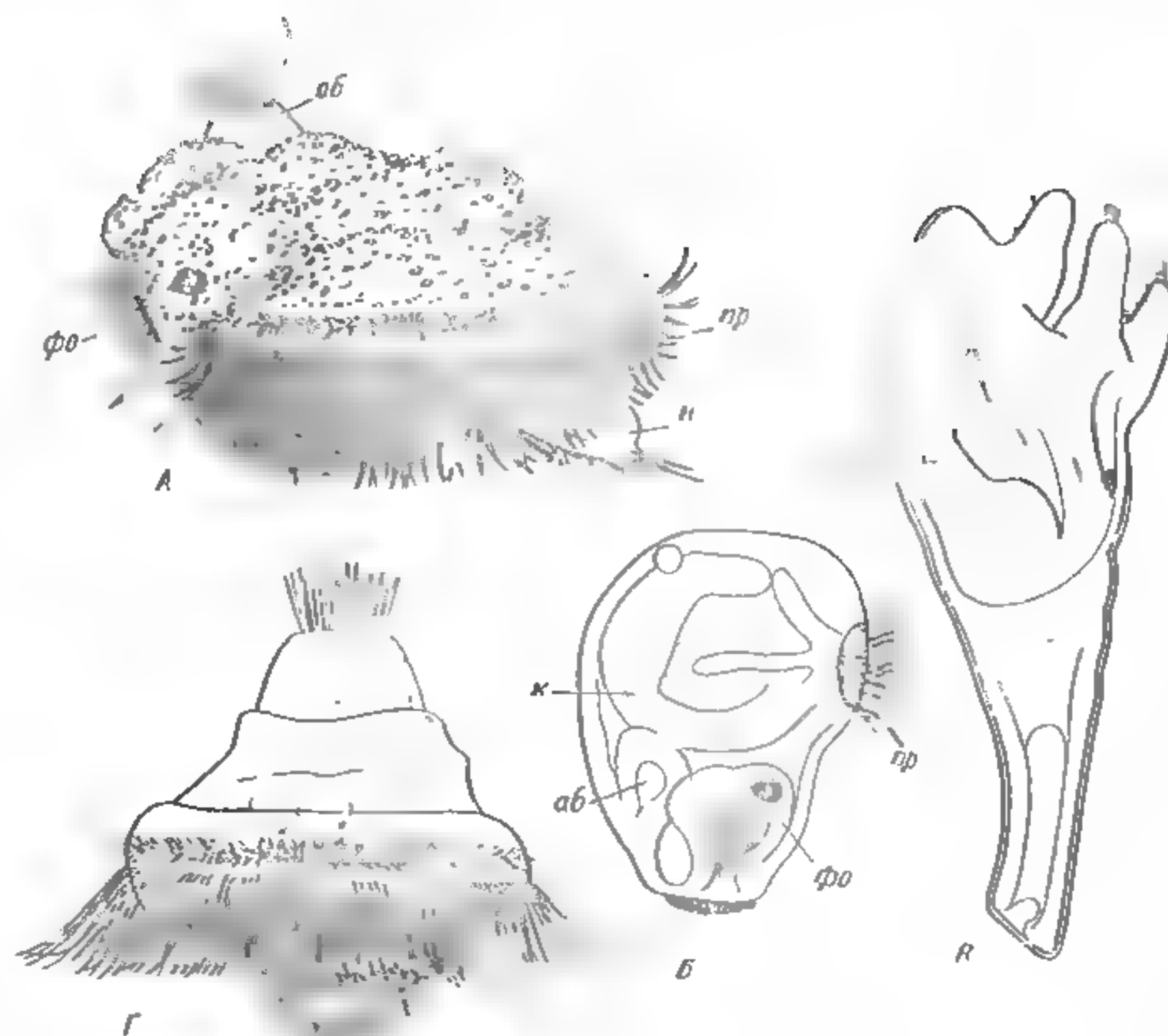


Рис. 150. Личинки *Loxosomatidae* (по: Nielsen, 1971).

А, Б и В — личинка *Loxosomella harmei* и две стадии ее метаморфоза; Г — личинка *L. elegans*. аб — аборальный орган, к — кишечник, н — нога, пр — прототрох, фo — фронтальный орган.

Медиальная часть гипосферы образует ползательную подошву — ногу. Передняя часть ноги, расположенная непосредственно позади рта, образует утолщение — нижнюю губу, которая несет синцилии. Задняя часть ноги вытянута в виде конуса (иногда раздвоенного на конце), на котором открывается анальное отверстие. У плавающих личинок *Pedicellinidae* и *Barentsiidae* между нижней губой и анальным конусом имеется углубление (личиночный атриум), в которое открываются ножные (атриальные) железы (рис. 151). У пелагической личинки *Loxosomella elegans*, напоминающей по форме волчок (рис. 150, Г), нога отсутствует.

Вокруг основания ноги проходит периподальная бороздка. Между этой бороздкой и прототрохом располагается адоральная ресничная зона; на ней нередко различается особая адоральная (атриальная) бороздка, по которой пищевые частицы направляются к ротовому отверстию. Иногда по внутреннему краю адоральной бороздки проходит метатрох (Nielsen, 1971; Jägersten, 1972). Питающий аппарат личинок *Camptograsis gracilis* довольно сложен: по описанию Марискола (Mariscal, 1965), у личинки *Barentsia* пищевые частицы направляются по атриальной бороздке ко рту; рот периодически закрывается, и тогда с помощью ресничек нижней губы ток воды изменяет направление и устремляется по периподальной бороздке назад.

Кишечник личинки состоит из пищевода, желудка и тонкой кишки; он построен из ресничного эпителия и содержит много одноклеточных желез. У пелагической

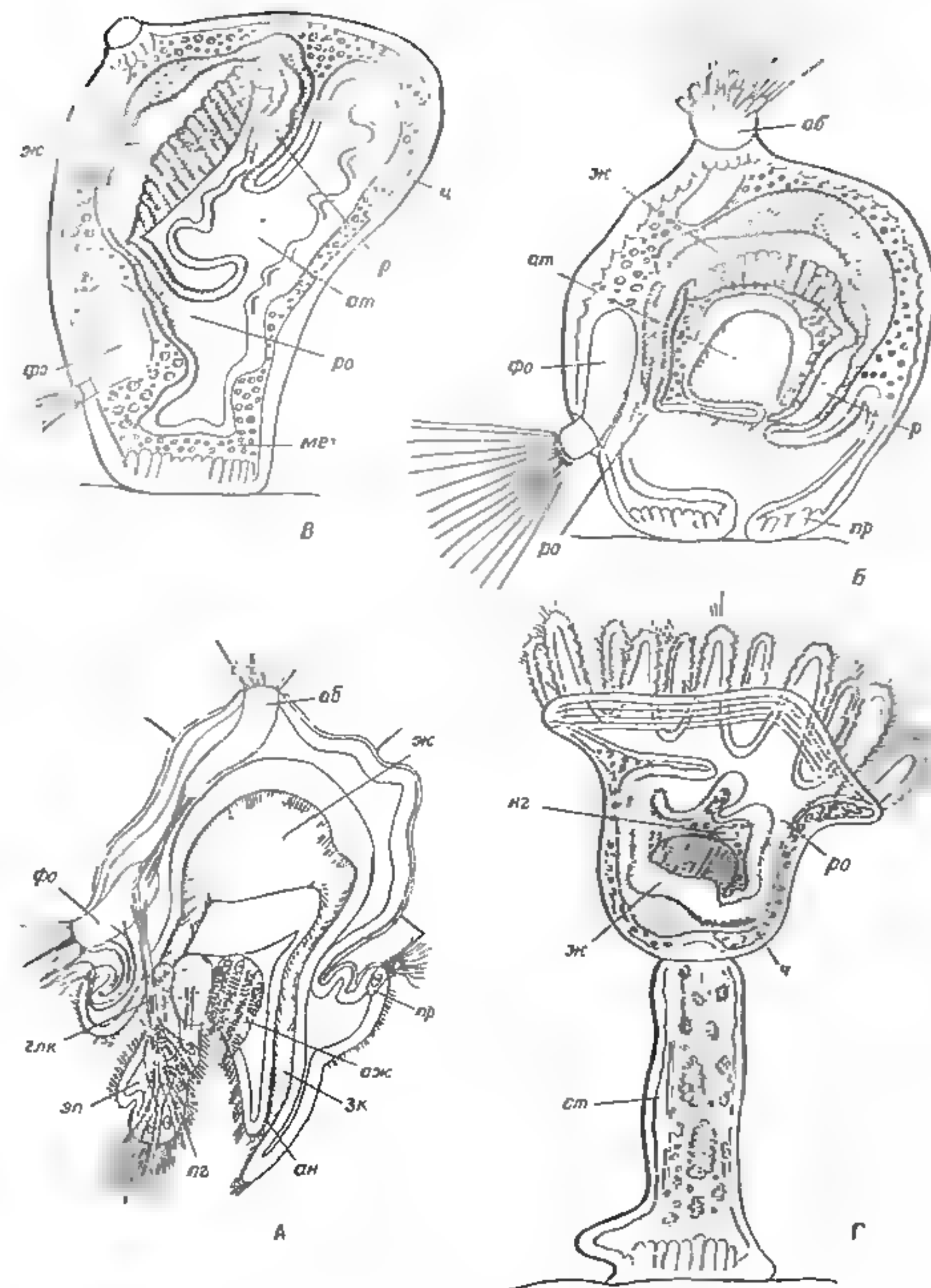


Рис. 151. Личинка (А) и метаморфоз (Б, В и Г) *Pedicellina cernua* (по: Czwiklitzer, 1909; Con, 1936).

аб — аборальный орган, аж — атриальные железы, ан — анус, ат — атриум, глк — глоточная комбиссура, ж — желудок, зк — задняя кишка, мез — мезентерии, нг — нервный ганглий, лг — подглоточный ганглий, пр — прототрох, р — ректум, ро — рот, ст — стебелек, фo — фронтальный орган, ч — чашечка, щ — зачатки щупалец, эп — эпистом.

личинки *Loxosomella vivipara* кишечника отсутствует. Личиночная первая система включает в себя ганглии апикального и фронтального органов; у личинки *Pedicellina* имеется еще подглоточный ганглий (Szyklitzet, 1909). Все эти ганглии связаны друг с другом парными нервами (рис. 151, А). В первичной полости тела личинки рассеяны мезодермальные клетки, часть которых образует мышечные пучки.

После непродолжительного периода подвижной жизни личинки Камптозоев прикрепляются и претворяют метаморфоз. Личинка *Pedicellina* олушается на субстрат оральной поверхностью (Coté, 1936). Сначала прикрепление осуществляется с помощью атриальных желез, затем — краями эписферы, которые стягиваются к одной точке и смыкаются, так что возникает замкнутая атриальная полость. Прототрох, личиночные органы чувств и связанные с ними ганглии подвергаются гистолитическому распаду, после чего образуется новый подглоточный ганглий (Впен, 1959). В пространство между стенкой атриальной полости и новообразованной подошвой проникают мезенхимные клетки, эта часть личинки разрастается и превращается в стебелек, а ее апикальная часть дает чашечку. Заключенные в чашечке кишечник и атриальная полость поворачиваются в сагиттальной плоскости почти на 180°, так что последняя оказывается сверху. Внутри атриальной полости формируются щупальца. Затем свод атриальной полости разрывается, щупальца высовываются наружу, рот и анус снова вступают в сообщение с внешней средой. По мнению Беклемишева (1964а), своеобразный метаморфоз *Pedicellina* „не ведет к повышению организации, и взрослое животное остается на уровне организации трохофоры” (т. II, с. 175).

У *Barentsia matsushimana* (по: Emschermann, 1982) в прикреплении личинки участвует только передний край эписферы (в области между фронтальным органом и прототрохом). Поэтому комплекс внутренних органов поворачивается при метаморфозе только на 120°. Осуществляется этот поворот путем разрастания кожных покровов преоральной части эписферы. Ползающие личинки *Loxosomatidae* прикрепляются с помощью выделений желез фронтального органа; чтобы занять окончательное положение, комплекс внутренних органов должен повернуться только на 90° (рис. 150, Б, В; Nielsen, 1971).

Личиночное развитие некоторых *Loxosomatidae* сильно изменено из-за так называемого „неотенического” почкования (Emschermann, 1982), при котором почкование начинается еще у личинки. Дав начало одной-двум почкам и не завершив метаморфоз, личинка погибает. Иногда почки развиваются не на поверхности тела, а на дне глубоких впадин эписферы (Jägersten, 1964; Nielsen, 1966; Franzén, 1967). Особенно яркий пример такого внутреннего неотенического почкования дает личинка *Loxosomella vivipara* (рис. 152).

Большинство зоологов считает личинок Камптозоев модифицированными трохофорами, но Марискол (Mariscal, 1975) полагает, что личинка *Pedicellina* является миниатюрной свободноплавающей чашечкой, так как для ее превращения во взрослое животное требуются лишь незначительные анатомические изменения. Однако это можно принять только как образное выражение, так как метаморфоз Камптозоев в некоторых отношениях даже сложнее, чем у многих других Трохофорных животных.

Сходство с трохофорой особенно ясно выражено у личинок *Pedicellina* и *Barentsia*. Оно усугубляется тем, что дробление яиц *Pedicellina* протекает по спиральному типу, в образовании прототроха участвуют бластомеры $1a^2-1d^2$, а за счет бластомера $4d$ образуются 2 первичных мезобласта, которые еще у зародыша после ряда делений дают клетки мезенхимного типа (Marcus, 1939). От обычной трохофоры они отличаются главным образом наличием фронтального органа и довольно сложной нервной системы. Больше изменены ползающие личинки (рис. 150, А) с их плаглаксонией и особенно сильно развитым фронтальным органом. Последний заслуживает более внимательного рассмотрения.

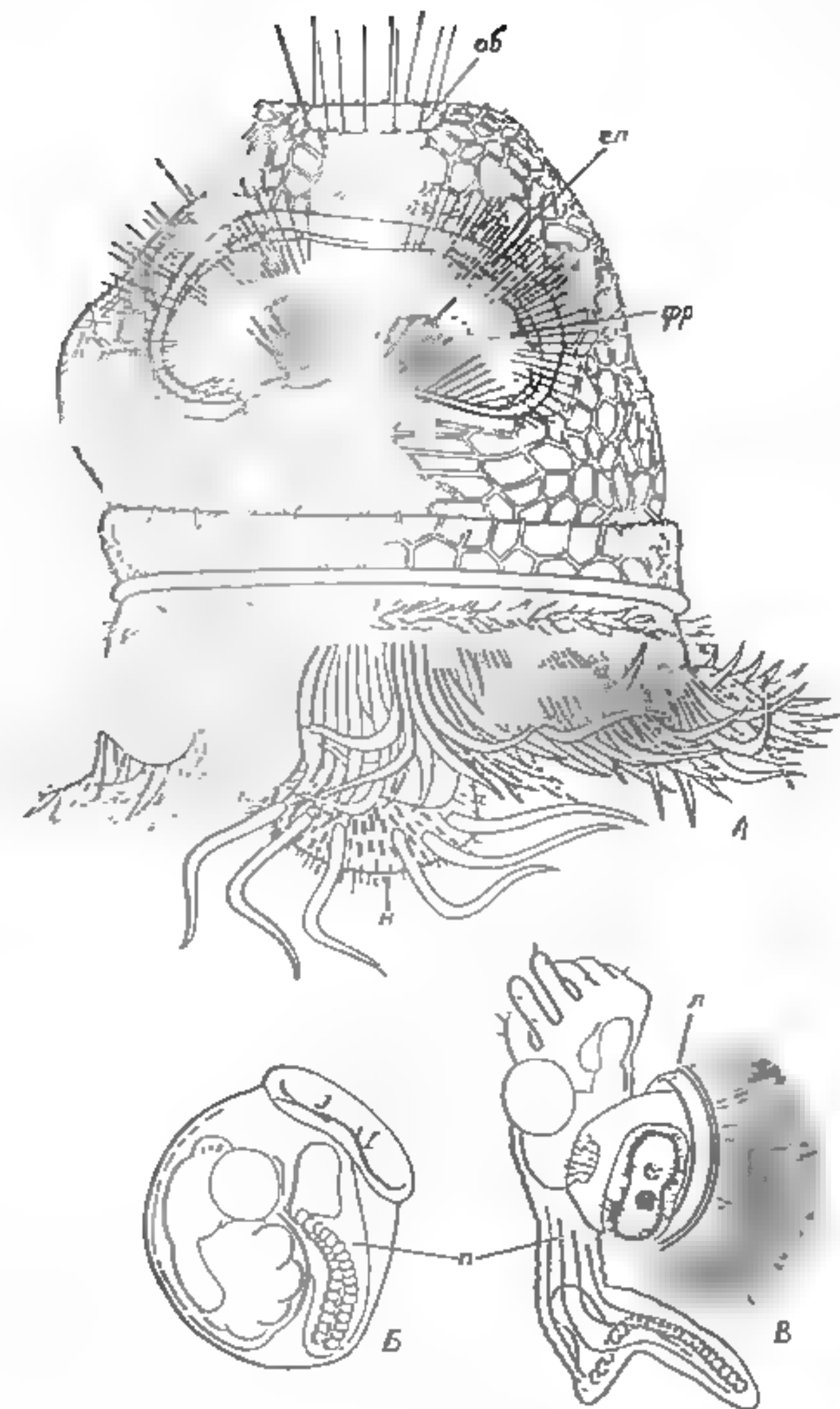


Рис. 152. Развитие *Loxosomella vivipara* (по: Nielsen, 1971).

А — вид личинки спереди, Б и В — стадии метаморфоза. об — абсорбтивный орган, гп — глаз, л — личинка, н — нога, п — почка, си — синцилий прототроха, фр — фронтальный орган.

У *Loxosomatidae* он является органом зрения, осязания и прикрепления; присутствие глаз объясняет его парное строение. У личинок *Pedicellina* и *Barentsia* фронтальный орган устроен проще, но соединен с апикальным ганглием парой нервов, что указывает на его первично парную природу. У волчкообразных личинок *Loxosomella* фронтальный орган находится в зачаточном состоянии. Короче говоря, у педиллаксонных личинок Камптозоев наблюдаются различные стадии редукции фронтального органа, возникновение которого было, по-видимому, связано с ползающим образом жизни. Личинки *Loxosomatidae* проявляют большую примитивность еще и в том отношении, что их метаморфоз сопровождается менее значительными изменениями в положении внутренних органов.

Представления о происхождении и родственных связях Камптозоев в значительной степени базируются на морфологии их личинок. По мнению Нильсена (Nielsen, 1971), предки Камптозоев имели типичную трохофору с прототрохом и аликальным органом, а взрослые животные были похожи на современных ползающих личинок: на переднем конце над прототрохом они имели ларные органы чувств и нервный ганглий, возможно гомологичный церебральному ганглию Полихет и Моллюсков. Затем ползающий предок Камптозоев стал прикрепляться к субстрату (сначала временно) передним концом. После этого ползательная нога редуцировалась, возник новый нервный ганглий на брюшной стороне, а на основе прототроха развились щупальца, т. е. была достигнута современная организация. Далее в эволюции онтогенеза произошли ценогенетические изменения — метаморфоз усложнился временным замыканием атриальной полости и реорганизацией ресничного аппарата, изменилась часть тела, служащая для прикрепления, и т. д. Однако эти рассуждения оставляют без объяснения наличие у взрослых предков Камптозоев такого типичного личиночного органа, как прототрох.

Несколько иначе трактует эволюцию Камптозоев Егерстен (Jägersten, 1972), который тоже признает, что предки Камптозоев ползали с помощью вентральной ресничной полосы и имели пелагическую планктотрофную личинку трохофорного типа. Затем, по его предположению, в результате адунтации свойственная взрослым животным ползательная нога перешла к личинке, которая стала вести донный образ жизни. После этого в результате неотения личинка приобрела способность размножаться половым путем, а старая взрослая стадия из жизненного цикла выпала. Дальнейшая эволюция была связана с переходом к сидячему образу жизни.

Если Нильсен и Егерстен признают трохофору первичной личиночной формой Камптозоев, то Сальвини-Плавен (Salvini-Plawen, 1980b) развивает прямо противоположную точку зрения и считает, что трохофорные личинки возникли в разных группах животных независимо. Личинку Камптозоев („толофору“) он выводит непосредственно из „лобофоры“ (мюллеровской личинки) и высказывает предположение, что апикальный и фронтальный личиночные органы Камптозоев произошли путем разделения апикального органа мюллеровской личинки, но он ничего не сообщает о том, какими причинами могла быть вызвана такая децентрализация личиночной нервной системы. Хотя идея полифилетического происхождения трохофорных личинок достаточно правдоподобна (см. ниже), по-видимому, правы те авторы, которые полагают, что предки Камптозоев были ползающими животными и им уже была присуща трохофора. Дальнейшую эволюцию их личинки можно себе представить, не прибегая к таким проблематичным допущениям, как адунтация и неотения. Вероятно, метаморфоз имел у этих животных эволютивный характер и между трохофорой и стадией взрослого животного была промежуточная посттрохофорная стадия, которая, подобно велигеру Моллюсков, еще сохраняла личиночные органы (прототрох) и уже имела зачатки дефинитивных органов (ноги, головного мозга). Именно такой посттрохофорной стадии соответствуют ползающие личинки современных *Loxosomatidae*. Апикальный и фронтальный органы не являются продуктом разделения некогда единой структуры (как полагает Сальвини-Плавен), а имеют различное происхождение: апикальный орган есть чисто личиночное образование и гомологичен таковому других трохофорных личинок, а фронтальный орган с его ганглием является, возможно, зачатком дефинитивных органов чувств и церебрального ганглия, утраченных взрослыми животными после перехода к сидячему образу жизни. Этот орган не только сохранил у личинки свою функцию, но приобрел новую важную функцию — выбора подходящего места для прикрепления, а подле него появились железы, секрет которых осуществляет прикрепление. Развитие у Камптозоев заботы о потомстве (вогнутая оральная поверхность чашечки играет роль инкубационной сумки) привело к эмбрионизации трохофоры, и ползающая посттрохофора стала единственной

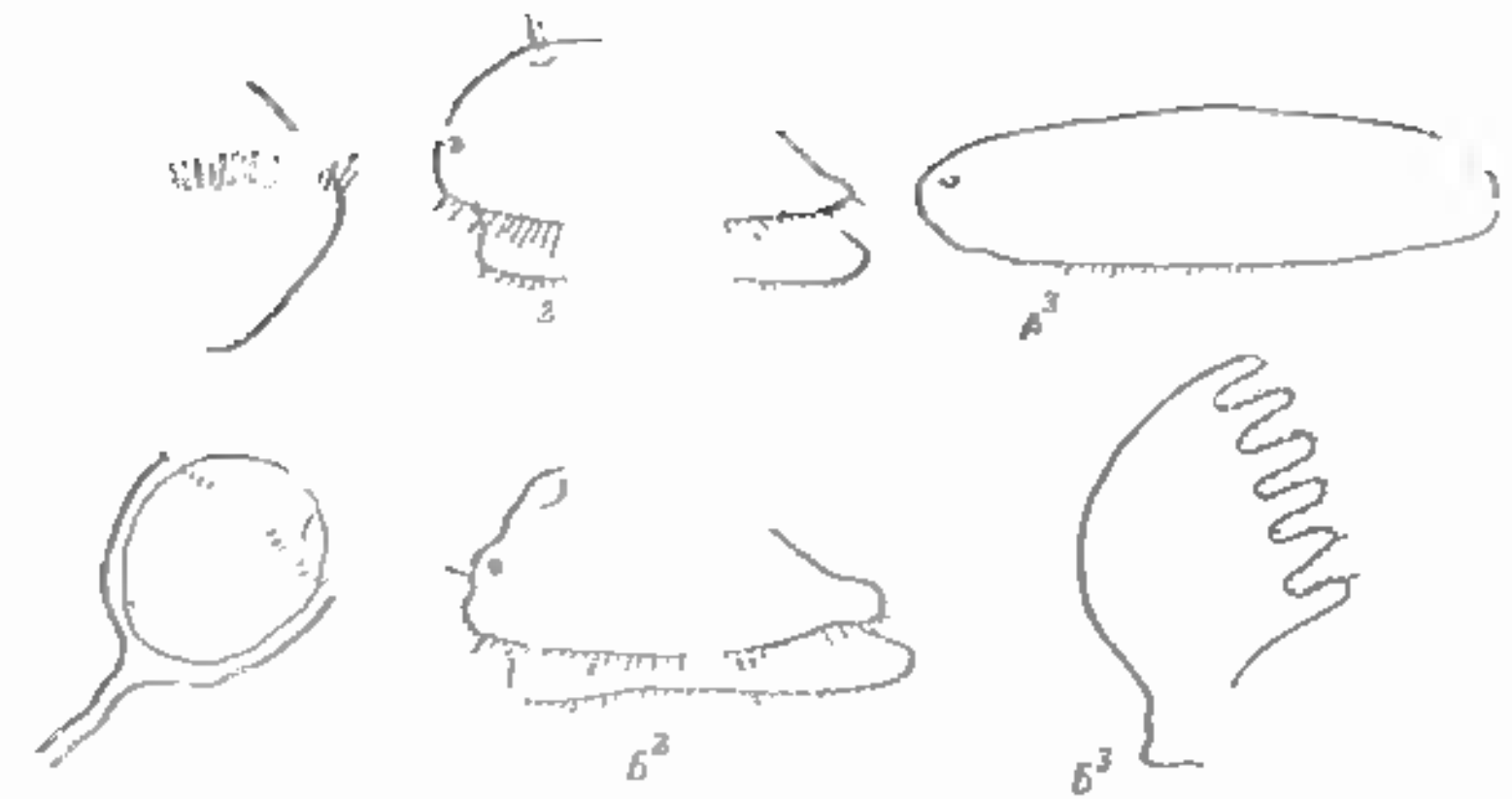


Рис. 153. Происхождение онтогенеза Камптозоев (по: Иванова-Казас, 1986а).

А — первичный тип развития (А¹ — трохофора, А² — посттрохофорная личиночная стадия, А³ — взрослое ползающее животное), Б — развитие современных Камптозоев (Б¹ — трохофора эмбрионизирована, Б² — посттрохофора, Б³ — прикрепленное взрослое животное).

личиночной стадией (рис. 153). У колониальных *Pedicellinidae* и *Baretsiidae* личинки вторично стали пелагическими, что, по мнению Эмшера, является компенсацией полной утраты этими животными способности передвигаться во взрослом состоянии. Это в свою очередь вызвало ослабление тех признаков, которые отличают ползающих личинок от типичной трохофоры.

Филогенетическое значение и эволюция трохофорных личинок

Гатчек (Hatschek, 1878, 1880, 1881a, 1881b, 1884, 1885a, 1885b, 1888–1891), описавший трохофорные личинки Полихет, Эхиурид, Сипункулид и Моллюсков, придавал им большое филогенетическое значение и создал знаменитую трохофорную теорию, согласно которой трохофора рекапитулирует организацию общего предка перечисленных животных (гипотетического Трохозоона), которая была близка к таковой современных Коловраток. Онтогенетическую стадию, предшествующую трохофоре, у которой еще отсутствует анальное отверстие, Гатчек назвал протрохулой и отнес к этой категории личинок Плоских червей. „Протрохула есть повторение Протрохозоона, т. е. общего предка всех *Zygoneura*.¹ Трохофора есть повторение Трохозоона, т. е. общего предка всех *Zygoneura*, стоящих выше *Platoda*“ (см.: Hatschek, 1888–1891, с. 317).

Обсуждая со сходных позиций филогенетическое значение мюллеровской личинки, Ланг (Lang, 1884) полагал, что она рекапитулирует организацию ктенофороподобного предка Плоских червей, причем восемь ресничных лопастей он приравнивал к восьми меридиональным рядам гребных пластинок. Эту гипотезу распространяют на других трохофорных животных Мак Брайд, Гейдер (Mac Bride, 1914a; Heider, 1914) и Иванов (1937). Несостоятельность таких представлений достаточно убедительно показал Беклемишев (1964а); я могу добавить только один чисто эмбриологический аргумент: из высокоспециализированного, строго детерминированного двулучевого

¹Т. е. *Protostomia*.

дробления Гребневиков невозможно вывести спиральное дробление Поликладид; у Гребневиков бластопор образуется на полюсе редукционных телец, а мезодерма обособляется в форме 16 микромеров, чего же только у Поликладид, но и у других Bilateria нет.

Зивинг (Siewing, 1969), придавая трохеформным личинкам значение признака, доказывающего филогенетическое единство всех Spiralia, в то же время как бы выворачивает трохеорию теорию наизнанку. Из развиваемой им архицеломатной теории, рассматривающей Scolecida как вторично упрощенных Coelomata, следует заключить, что личинки типа протрохулы произошли от типичной трохеоры путем ее упрощения.

Боник с соавт. (Bonik et al., 1979b) не придают трохеоре филогенетического значения и полагают, что сходство этих личинок в разных группах животных обусловлено исключительно сходным образом жизни и их расселительной функцией. Близких взглядов придерживался и Ливанов (1955).

Согласно Егерстену (Jägersten, 1972), в трохеоре повторяются только онтогенетические стадии предка. Свойственная первичным Многоклеточным животным пелагическая личинка сохранилась в развитии большинства морских Беспозвоночных в различных модификациях. Планктотрофная трохеора уже была свойственна предку современных трохеорных животных, но она часто подвергается упрощению из-за перехода к лецитотрофии. К числу лецитотрофных вторичноупрощенных трохеор относит Егерстен и атрохные личинки. С лецитотрофией связывает Егерстен и независимое в разных группах возникновение личинок типа эндолярвы. В эволюции личинок Двустворчатых моллюсков произошла дивергенция: у лецитотрофных личинок образовалась личиночная мантия, а планктотрофные личинки превратились в велигер. Хотя отдельные суждения Егерстена можно оспаривать, его основные положения представляются достаточно обоснованными (см. ниже). Но Егерстен ничего не сообщает о том, как возникла сама трохеора.

В связи с этой проблемой большой интерес представляет филогенетическая теория Трохеи, выдвинутая Нильсеном и Норревангом (Nielsen, Norrevang, 1985) и в развернутом виде изложена Нильсеном (Nielsen, 1985). В этой теории очень большое внимание уделяется структуре и функции личиночных ресничных аппаратов. Предполагается, что в филогенезе Metazoa за стадией Гастреи последовала стадия Трохеи, которая отличалась наличием апикального органа и археотроха — кольца мощных сложных ресничек, окружающих бластопор и служащих как для плавания, так и для направления пищевых частиц к первичному рту (рис. 154). Затем Трохея стала ползать по дну на бластопоральной поверхности тела, при этом бластопор вытянулся и разделился на два отверстия — ротовое и анальное, что привело к образованию сквозного кишечника, а археотрох редуцировался.

Так возник Гастронейрон — общий предок всех Gastroneuralia (=Protostomia) — и пелаго-бентический жизненный цикл. Пелагическая стадия этого животного (личинка) сперва была похожа на Трохею, но затем у нее в результате адултации тоже произошло деление бластопора на два отверстия; одновременно и археотрох разделился на два кольца: циркуморальное и циркуманальное. Последнее прямо превратилось в телотрох, а циркуморальное кольцо сильно растянулось в поперечном направлении и еще раз разделилось на прото- и мататрох. Таким образом, принимается, что высокоспециализированный трохеора (с прото-, мета- и телотрохом) возникла на очень ранней стадии эволюции, а ее сложный ресничный аппарат рассматривается как производное древнего археотроха, присущего общему предку всех Bilateria.

Против этой гипотезы можно выдвинуть много возражений.

1) Ни взрослых животных, ни личинок, устроенных по типу Трохеи, в природе не существует; Трохея сконструирована чисто умозрительным путем.

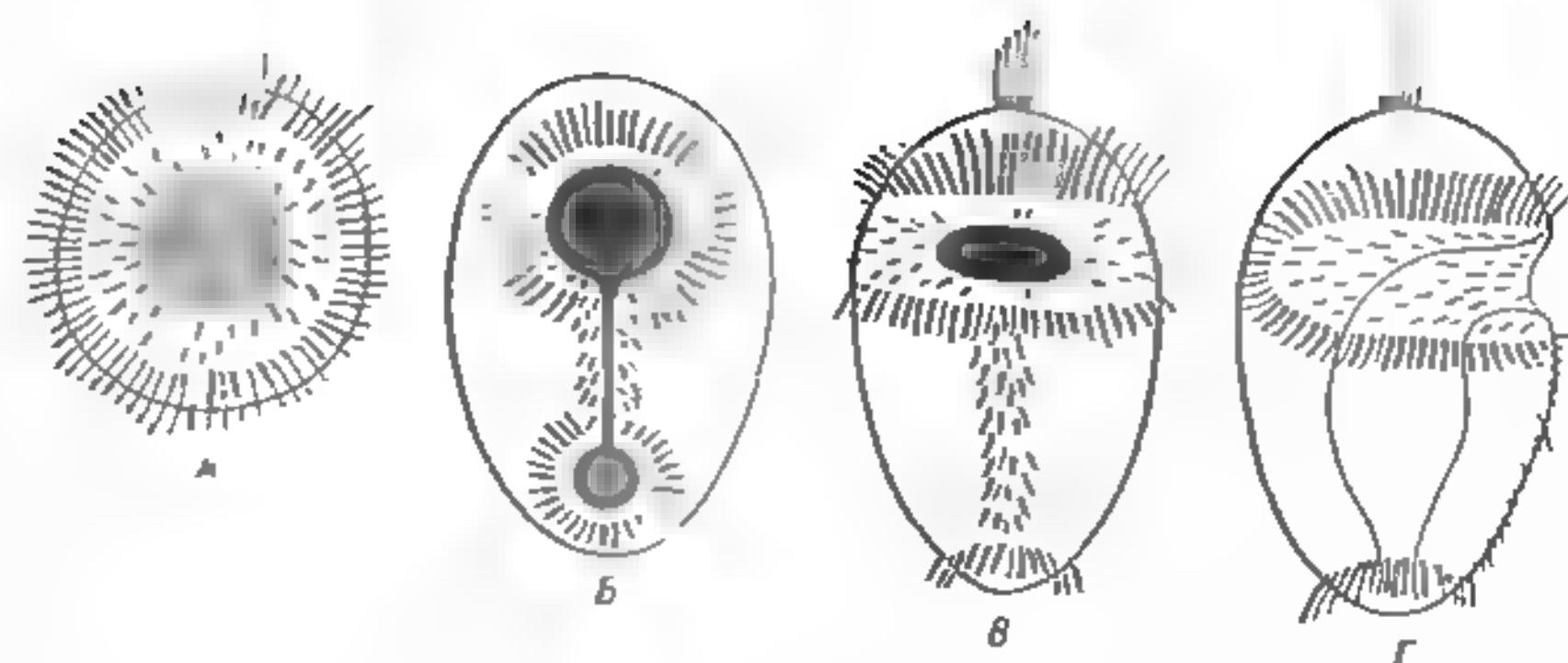


Рис. 154. Эволюционное происхождение трохеоры (по: Nielsen, 1979, упрощено).

А и Б — пелагическая личинка и взрослая ползающая Трохея, В и Г — трохеора с брюшной стороны и в профиль.

2) Авторы исходят из ошибочного представления, что первичным способом формирования сквозного кишечника у Gastroneuralia было деление бластопора на два отверстия, а между тем у большинства низших Gastroneuralia анальное отверстие не имеет никакого отношения к бластопору; относящиеся к трохеорному типу мюллеровская личинка Поликладид и пилидий Гетеронемертин анального отверстия вообще не имеют.

3) В онтогенезе трохеоры нет никаких намеков на развитие ресничных колец путем расщепления единого первичного кольца. Кроме того, если бы прототрох соответствовал передней части археотроха (как это вытекает из представлений Нильсена и Норреванга), он должен был бы развиваться из клеток, относящихся к переднему квадранту В, а на самом деле он развивается из клеток всех четырех квадрантов (1a², 1b², 1c² и 1d²).

4) Авторы полностью игнорируют тот факт, что у подавляющего большинства Полихет личинки имеют только прототрох или же прото- и телотрох, но не имеют метатроха. У мюллеровской личинки и пилидия есть ресничные кольца, приравняемые к прототроху, но никаких других трохов у них нет. Наконец, у Палеонемертин и некоторых Полихет (*Lumbriconereis*, *Marphysa*, *Lysidice* и др.) имеются атрохные личинки, которые прямо превращаются в молодую немертину или нектохету и ни на какой стадии не имеют ресничных колец.

5) Вызывает сомнение и вытекающее из теории Трохеи утверждение, что ресничные кольца трохеорных личинок всегда состоят из сложных ресничек.

Как уже упоминалось, ресничные кольца митрарии состоят из моноцилиарных клеток, но Нильсен (Nielsen, 1987) не считает это примитивным признаком, ссылаясь на то, что Ocenebidae — специализированные Полихеты. Странная специализация, которая состоит в замене сложных синцилий простыми ресничками, сидящими на клетках по одной!

Оригинальные соображения о строении примитивных личинок Первичноротых высказал также Лакалли (Lacalli, 1984). Обнаружив у трохеоры *Spirobranchus* два дугообразных фарингеальных нерва, Лакалли предположил, что они соответствуют существовавшим раньше ресничным кольцам, и выдвинул гипотезу, что первичные личинки Protostomia, от которых произошли мюллеровская личинка и трохеора, имели рот на заднем конце, а впереди от него — три ресничных кольца. Затем часть эктодермы, на которой находились два задних кольца, втянулась внутрь и образовала

стомодеум; от этих колец остались только фарингеальные нервы, а переднее кольцо стало прототрохом. Но эта оригинальная гипотеза не находит поддержки со стороны сравнительной эмбриологии, так как личинки предпологаемого типа (с тремя передовыми ресничными кольцами и еще без стомодеума) среди Protostomia не встречаются. Самой примитивной личинкой для Spiralia Лакалли считает мюллеровскую, из которой выводит настоящую трохофору. Подобно Нильсену, он полагает, что прототрох и метатрох развились из ресничной ленты мюллеровской личинки (Lacalli, 1990).

Интересные идеи относительно эволюции трохофорных личинок развивает Сальвини-Плавен (Salvini-Plawen, 1972, 1980b). Он признает и эволюционную преемственность личиночных форм, и возможность конвергентной эволюции и придает большое эволюционное значение личинкам типа зидоларвы, которые встречаются у Полихет, Сипункулид и Моллюсков. По Сальвини-Плавену, эти личинки произошли от общей гипотетической личиночной формы — перикалиммы, которая отличалась тем, что кожные покровы претрохального отдела (эписферы) образовывали складку, прикрывающую посттрохальный отдел. На наружной поверхности этой складки (калиммы) находились мелкие реснички, с помощью которых перикалимма недолго плавала, она почти или вовсе не питалась. Последовавшее затем удлинение периода плавания повлекло за собой усиление локомоторного аппарата, которое состояло в том, что складка эписферы сократилась до состояния расположенного впереди от рта ресничного валика (эволюционная стадия метакалиммы у Полихет, — например у *Lanice*, и стенокалиммы у Моллюсков — *Dentalium*), а потом на его основе возник более специализированный прототрох. Специализированная планктотрофная трохофора с хорошо развитыми прото- и метатрохом представляет заключительную стадию эволюции личинки.

По мысли Сальвини-Плавена, трохофорные личинки развились из перикаличеты в разных группах Spiralia независимо. Поэтому на основании мелких второстепенных различий он дает им разные названия — личинку Сипункулид он называет трихосферой, личинку Моллюсков — псевдотрохофорой и т. д. Эти представления встретили сочувствие у Миничева и Старобогатова (1972) и у Малахова и Медведевой (1983). Однако против этой гипотезы можно выдвинуть ряд веских возражений.

Прежде всего, остается неясным, почему возникает эписферная складка и почему усиление локомоторного аппарата должно было привести к редукции этой складки, если она уже имелась. Ведь личинка *Polygordius*, будучи типичной эндоларвой, хорошо приспособлена к жизни в планктоне и имеет хорошо развитый прототрох. А личиночная мантия *Yoldia*, состоящая из немногочисленных клеток (что позволяет говорить о постоянстве клеточного состава), тоже является высокоспециализированным органом и содержит такой же трехрядный прототрох, как и личинки других Двустворчатых моллюсков и *Dentalium*.

Сторонники гипотезы перикалитимы придают большое значение тому, что личинки типа зидоларвы встречаются в сравнительно примитивных группах животных, но при этом упускают из виду, что в тех же группах (и даже в пределах рода *Polygordius*) наблюдается трохофора с ничем не усложненным метаморфозом. Не следует также забывать, что животные, примитивные в одних отношениях, могут быть специализированными в других. Это наглядно можно видеть на примере того же Полигордиуса: из яйца выходит бластулообразная личинка, что само по себе является примитивным признаком, но эта личинка специализирована в том отношении, что имеет уплощенную форму и дифференцированный ресничный покров. Более поздняя личинка этого червя, хотя и послужила прообразом трохофоры, но не является типичной, так как лузиревидно раздута из-за чрезмерного расширения первичной полости тела, что, возможно, уменьшает удельный вес личинки и облегчает ее парение в толще воды. Наличие в прототрохе Полигордиуса большого количества клеток (т. е. длительное сохранение трохобластами способности делиться) может рассматриваться как

Образование у личинок провизорных оболочек, защищающих имгинальные зачатки, наблюдается в далеких в систематическом отношении группах животных; это может служить косвенным аргументом в пользу представления о независимом возникновении личинки типа эндоларвы у Полихет, Сипункулид и Моллюсков.

Тем не менее со многими общими соображениями Саллини-Плевена относительно эволюции личиночных форм можно согласиться, если только на место гипотетической перикалиммы поставить реально существующую атрохную личинку, которая, кстати сказать, обладает многими биологическими особенностями, приписываемыми перикалимме, — эта личинка плавает недолго и обычно не питается. Рассмотрим более внимательно вопрос о возможном эволюционном значении атрохных личинок.

Поскольку у некоторых Полихет атрохная стадия предшествует формированию настоящей трохофоры, ее иногда называют протрохофорой (Häcker, 1896), но это название нельзя считать удачным, так как оно употребляется и для обозначения лишенных анального отверстия, но довольно сложных личинок Поликладид и Немертин (Давыдов, 1914). Кроме того, как уже отмечалось, атрохные личинки часто проходят метаморфоз, минуя стадию трохофоры. Это дает основания полагать, что „атрохула“ является более ранней стадией не только в онтогенетическом, но и в эволюционном смысле. Идею примитивности атрохных личинок уже высказывали Ширер (Shearer, 1911) и Сегроув (Segrove, 1941). По мнению последнего, примитивным Полихетам были свойственны мелкие, бедные желтком яйца и просто устроенные атрохные личинки. Затем их онтогенез эволюционировал в двух направлениях: в одной линии, связанной с длительной пелагической планктотрофией стадией, произошли усиление и дифференциация ресничных структур, а в другой — накопление в яйцах желтка и образование лецитотрофных личинок с непродолжительным периодом плавания и с менее дифференцированной цилиатурой.

Егерстен (Jägersten, 1972) тоже связывает наличие примитивного ресничного покрова с лецитотрофией, но считает атрохные личинки вторично упрощенными. Однако с этим трудно согласиться. Переход к лецитотрофии может вызвать исчезновение ресничных структур, сужающих для питания, но не локомоторных ресничек (прото- и телотроха) и не образование равномерного ресничного покрова. Кроме того, атрохные личинки не являются лецитотрофными в обычном понимании этого термина, так как не имеют сколько-нибудь значительных запасов желтка. Они не питаются главным образом потому, что находятся еще на очень ранней стадии морфологического развития и в этом отношении сходны с личинками Губок и Книдарий.

Такие же атрохные бластуло- и гастролоподобные личинки помимо Губок и Книдарий широко распространены у Иглокожих, встречаются они и у Низших червей. Это наиболее примитивные, первичные для всех Metazoa личинки (Ежиков, 1939; Захваткин, 1949). Затем в процессе адаптивной эволюции из первоначально равномерного ресничного покрова стали выделяться группы ресничек, специализирующиеся как чувствительные, локомоторные и питающие. Усложнение цилиатуры есть основная тенденция эволюции ресничных пелагических личинок, которая и привела к возникновению мюллеровской личинки, пилидии, трохофоры и т. д.

Эволюционное становление трохофоры можно себе представить следующим образом. Исходная стадия — паренхимулородобная атрохная личинка со слабым развитием внутренних органов, не питающаяся и плавающая недолго (рис. 155, А, Б). Уже на этой стадии часто появляются султанчик и глазки. Затем пелагический нервод удлиняется настолько, что кишечник успевает достичь функционального состояния еще у личинки, — личинка стала планктотрофной; одновременно происходит концентрация ресничек в экваториальной области в форме широкого пояса (рис. 155, В). Можно предположить, что в некоторых случаях этот пояс распался на несколько ресничных колец (как это наблюдается в онтогенезе у *Diopatra*, — Аллел, 1959) или же за счет него образовались прототрох и околоротовое ресничное кольцо (рис. 155, Г); метатрох,



Рис. 155. Стадии эволюционного преобразования атрохной личинки в трохофору (А—Д) (по: Иванова-Казас, 1985а).

лицевая бороздка и нейротрохонд, по всей вероятности, возникли в результате дифференциации ресничек в пределах этого поля (рис. 155, Д). В других случаях ресничный пояс мог целиком преобразиться в прототрох, а остальные трохи возникли в процессе эволюции как более поздние новообразования. Более редкий вариант дифференциации ресничек представлен у *Chaetopterus* — здесь основное локомоторное кольцо (мезотрох) образуется довольно далеко позади ротового отверстия.

Основное направление эволюции прототроха состоит в уменьшении и стабилизации количества составляющих его клеток. Во всех случаях, когда удалось проследить генеалогию бластомеров (у различных представителей Полихет, Эхнурид, Сипункулид и Моллюсков), в основе прототроха лежат 16 первичных трохобластов, происходящих от бластомеров $1a^2-1d^2$, к которым присоединяются несколько соседних клеток (вторичных трохобластов); окончательное число клеток прототроха обычно не превышает 30, хотя имеются и исключения.

Вторая эволюционная тенденция состоит в усилении и дифференциации ресничек прототроха, в составе которого иногда удается различить несколько типов ресничек.

Кроме того, в зависимости от конкретных особенностей биологии могут возникнуть новые личиночные органы: дополнительные трохи, провизорные щетинки, различные выросты тела, в том числе и те кожные складки, которые прикрывают зачаток туловища у эндоларвы. С удлинением пелагического периода связано и усложнение внутренней организации — образование личиночной нервной системы, появление протонефридиев, начало образования мезодермальных полосок и т. д.

Наряду с удлинением пелагического периода и распространением его на более поздние стадии морфогенеза часто происходит его укорочение за счет эмбрионизации ранних стадий. Поэтому бластуло- и гастролоподобные личинки, распространенные у низших Metazoa, становятся редкостью у Цепмиических червей и Моллюсков.

Исредко эмбрионизации подвергается и трохофора, так что личиночная жизнь начинается со стадии метатрохофоры, пелагосферы или велигера; завершается этот процесс полным выпадением из развития стадии свободноплавающей личинки.

Заслуживает внимания факт, что ранние стадии эволюционного становления трохофоры в настоящее время представлены только у Полихет. Означает ли это, что все трохофорные животные произошли от Полихет с уже сформировавшейся трохофорой? Я полагаю, что такой вывод вовсе не является обязательным. Предполагаемое Сальвини-Пьявеном возникновение трохофорных личинок в результате параллельной эволюции возможно и в том случае, если за исходную стадию мы примем атрохную личинку. Даже неоднократно отмечаемое разными авторами поразительное сходство в генеалогии бластомеров, за счет которых развиваются различные части личинки, могло возникнуть на основе параллельной эволюции.

Иванов (1937) полагал, что спиральное дробление выработалось в результате установки развития на трохофору. Этот тезис может быть принят с некоторыми оговорками. Такое фундаментальное свойство спирального дробления, как чередование леотропных и декситропных делений, никак не связано с организацией трохоформ, но характерная для высокоспециализированного „типичного“ спирального дробления важная роль в развитии соматобластов 2d и 4d обусловлена проморфологическими особенностями низших Metazoa, которые присущи и трохофоре (см.: Иванова-Казас, 1981б, 1983). Обязательное участие в образовании прототроха потоков клеток $1a^2-1d^2$ можно объяснить тем, что наиболее рационально (с биомеханической точки зрения) экваториальное положение кольца локомоторных ресничек, а в силу закономерностей спирального дробления в экваториальной зоне оказываются именно эти клетки.

Предротовое положение прототроха (иначе — посттрохальное положение рта) тоже является неизбежным следствием того, что формирующийся за счет бластопора рот первоначально расположен на вегетативном полюсе и в своем продвижении вперед успевает дойти только до экватора. Характерные черты спирального дробления и трохофоры тесно связаны друг с другом, и очень вероятно, что в разных группах Трохофорных животных они выработались независимо. В основе такой параллельной эволюции может лежать наличие общей исходной стадии (примитивного неспециализированного спирального дробления и гастролоподобной атрохной личинки) и адаптация к сходному образу жизни.

Существенными, но не играющими непосредственно адаптивной роли, являются проморфологические особенности трохофорных личинок, которым можно придавать и рекапитуляционное значение. Они свидетельствуют о том, что предков всех рассмотренных выше животных следует искать среди Scolecida. Поскольку Первичнополостные черви с их склонностью к билатеральному дроблению должны быть исключены, остаются формы, близкие к современным Турбелляриям Atchoorhota и наиболее примитивным Немертинам (не случайно моллеровская личинка Поликладид и лилий Немертин тоже приближаются к трохофорному типу). Более определенных филогенетических выводов из существования трохофорных личинок в разных группах животных сделать нельзя.

Личинки типа диплеврулы

Диплеврула и ее модификации считаются характерными для низших Deuterostomia, т. е. для Иглокожих и Полухордовых. У этих животных из яйцевых оболочек чаще всего выходит ресничная бластула или гастрюла. Бластопор сохраняет свое первоначальное положение на заднем конце личинки или занимает постероventральное положение и становится анальным отверстием, а на брюшной стороне ближе к переднему концу образуется стомодеальное впячивание эктодермы, которое

вступает в сообщение с архентероном; так возникает вторичный рот. Затем образуется окологротовая впадина, по краю которой проходит сгущение ресничных клеток — ресничный шнур. Таким образом, гастрюла превращается в диплеврулу. Подобно трохофоре, диплеврула характеризуется билатеральной симметрией (самое это на языке может быть переведено как „двубокая“), но ресничный шнур в отличие от прототроха не опоясывает личинку в поперечном направлении, а лежит в фронтальной плоскости, разделяя поверхность тела на оральное и аборальное поля (в данном случае термины „оральный“ и „аборальный“ означают положение частей тела по отношению к вторичному рту, а не к бластопору, как у личинок трохофорного типа, поэтому анальное отверстие, т. е. бластопор, располагается у диплеврулы в аборальном поле). Еще одно сгущение ресничных клеток находится подле ротового отверстия. Оно имеет форму небольшого адорального ресничного шнура, петли которого заходят в глотку. Стенки окологротовой впадины несут более редкие реснички, еще реже (или отсутствуют) реснички на аборальной поверхности тела.

Активное питание личинки начинается после образования вторичного рта и осуществляется с помощью ресничного шнура. По мере роста личинки происходит его удлинение, которое достигается образованием по краю окологротовой впадины различных выростов в форме широких лопастей или более длинных и узких личиночных „рук“, на которые заходят и петли ресничного шнура. Специальные морфометрические исследования Мак Эдварда (McEdward, 1984, 1986) показали, что удлинение ресничного шнура происходит с положительной аллометрией по отношению к увеличению линейных размеров, поверхности и объема личинки. Стадия диплеврулы с простыми очертаниями окологротовой впадины очень непродолжительна, а иногда и вовсе отсутствует.

Механизм питания диплеврулоидных личинок изучен Стратманом и его сотрудниками (Strathmann, 1971; Strathmann et al., 1972; Strathmann, Bolger, 1976). Ресничный шнур состоит из нескольких рядов высоких одоресничных клеток, которые гонят воду от орального поля к аборальному, но взвешенные частицы задерживаются у внутреннего края ресничного шнура (выше по течению) предположительно из-за реверсии направления биения отдельных ресничек, после чего с помощью ресничек орального поля подгоняются ко рту; литающий аппарат такого типа Стратман характеризует как upstream collecting system, так как пищевые частицы задерживаются выше по течению тока воды, создаваемому ресничным шнуром (это тоже отличает диплеврулу от трохофоры, питающий аппарат которой работает по типу downstream collecting system). Эти наблюдения в основном подтверждены Гилмором (Gilmore, 1982, 1986), который, однако, отмечает, что улавливание пищевых частиц плютеусом Морского ежа *Lytechinus* не связано с изменением направления биения ресничек шнура. При плавании этой личинки некоторые струи из встречного потока воды, проходящие вдоль длинных посторапальных рук, попадают в расположенные позади рта суборальные карманы, где образуются завихрения, доставляющие взвешенные частицы к адоральной ресничной ленте. Значение ресничного шнура как локомоторного органа, по-видимому, не очень значительно, так как движению личинки вперед могут содействовать только те участки ресничного шнура, которые проходят по заднему краю окологротовой впадины и ее заливов, а работа других его частей им противостоит. Выросты тела удлиняют ресничный шнур и интенсифицируют функцию сбора пищевых частиц, но затрудняют плавание, так как увеличивают поверхность сопротивления воды (Emlet, 1983). Только у торнарии Кишечнодышащих имеется дополнительный локомоторный орган — периванальное ресничное кольцо (телотрох). У личинок Морских ежей и Офур иногда образуются дополнительные поперечные ресничные накладки (эполеты).

Аликальный орган с пучком чувствительных ресничек встречается у личинок

типа диплеврулы редко — только у торнарии Кишечнодышащих и у долиолярии Морских лилий. Правда, у бластулообразной личинки Морских ежей тоже имеется пучок чувствительных ресничек, но позднее он исчезает. По наблюдениям Бурке (Burke, 1983b), у *Dendroster excentricus* ресничная эпикальная пластинка включается в переднюю часть ресничного шнура. Довольно сложное строение имеет апикальный орган у торнарии Кишечнодышащих. Он состоит из высоких эпителиальных клеток, у основания которых находится нервное сплетение. Эти клетки несут длинные реснички, которые позднее заменяются более короткими. Кроме того, в апикальной пластинке развиваются два глазка, тонкое строение которых описано Бранденбургером с соавт. (Brandenburger et al., 1973).

Сложность пищевого поведения (питание и его прекращение, выбрасывание некоторых частиц, уже попавших в рот, и т. д.) заставляет предполагать существование довольно развитой нервной системы. Но обнаружить эту систему у личинок типа диплеврулы удалось сравнительно поздно только путем электронно-микроскопических и гистохимических исследований.

Нервная система диплеврулоидных личинок состоит из нервных клеток, расположенных по ходу ресничного шнура и образующих небольшие скопления подле апикального органа (когда он имеется) и в области ротового отверстия. Наиболее полное описание личиночной нервной системы Морских ежей дано Бисгроувом и Бурке (Bisgrove, Burke, 1987), которые обнаружили у плутеуса *Strongylocentrotus droebachiensis* помимо нервных клеток, рассеянных в ресничном шнуре, апикальный ганглий в преоральной части личинки, пару ганглиев у основания посторальных рук и ганглии в верхней губе, нижней губе и пищеводе.

У диплеврулоидных личинок имеются, как правило, три пары образующихся энтероцельным способом целомических мешков: прото-, мезо- и метацили (у Иглокожих их называют соответственно аксо-, гидро- и соматоцелиями), но иногда расщепление целомов остается незавершенным. Левый прототель образует выпячивание — поровый канал, который прорывается наружу на спинной стороне левее медианной линии гидротором. У Иглокожих левый гидротель сохраняет связь с аксоцелом через каменистый канал.

У диплеврулы имеется также обширная первичная полость тела, в которой содержится упругое студенистое вещество; при надавливании оно деформируется, а при ослаблении давления возвращается к первоначальной форме. Это вещество препятствует спаданию нежных стенок тела личинки (которые состоят только из однослойного плоского эпителия) и поддерживает ее сложную форму. Благодаря наличию этого вещества существующие у диплеврулы немногочисленные мышцы не имеют своих антагонистов (Strathmiller, 1989). Кроме того, в первичной полости тела содержатся мезенхимные клетки, а у личинок Иглокожих часто и выделяемые ими скелетные элементы в виде известковых спикул или решетчатых пластинок.

Специальные органы выделения у диплеврулы отсутствуют, но результаты некоторых экспериментальных и ультраструктурных исследований дают основание предполагать, что поровый канал, открывающийся наружу гидротором, функционирует у личинок *Asterias forbesi* и *Schizocardium brasiliensis* как нефридий (Ruppert, Balse, 1986).

В разных классах Иглокожих и Полухордовых представлены разные формы диплеврулы, которые к тому же изменяются в процессе постэмбрионального развития. У Иглокожих заключительная фаза метаморфоза сильно усложнена из-за смены билатеральной симметрии на радиальную. Поэтому рассмотрение постэмбрионального развития удобнее начать с Полухордовых.

Hemichordata

По-видимому, Полухордовые ближе всего стоят к той группе животных, от которых произошли Вторичноротые, поэтому о них следует сказать немного подробнее. К типу Hemichordata относятся два хорошо известных класса (Enteropneusta и Pterobranchia) и еще две группы животных, о которых пока известно мало (Lophentopneusta и Planctosphaeroida). Enteropneusta (Кишечнодышащие) ведут роющий образ жизни; они имеют червеобразное тело, состоящее из хоботка, воротничка и туловищного отдела, которым соответствуют три подразделения целома. Ротовое отверстие располагается на границе хоботка и воротничка, анальное отверстие — на заднем конце. От пищевода в хоботок отходит толстостенный цилиндрический дивертикул — стомохорд. В передней части туловища располагаются жаберные щели, в воротничковом отделе находится зачаточная нервная трубка. Кишечнодышащие питаются, заглатывая богатый органическими веществами ил.

У Кишечнодышащих с бедными желтком яйцами (например, *Balanoglossus clavigerus*) из яйцевой оболочки выходит личинка, равномерно покрытая ресничками, и только на переднем конце имеется утолщение эктодермы — апикальная пластинка с пучком более длинных ресничек (рис. 95). В это время бластопор замкнут (временно), а от глубокой части архентерона уже отделился хоботной целом (прототель; мезо- и метацили образуются позднее). Затем на спинной стороне прорывается хоботная пора, а на брюшной стороне образуется ротовое отверстие, околотротовая впадина и ресничный шнур (т. е. получается диплеврула). Ресничный шнур с самого начала образует две направленные вперед петли, которые сходятся у теменной пластинки. Еще два боковых залива околотротовой впадины направляются к спинной стороне. В задней части личинки появляется телотрох, состоящий из более длинных ресничек. На остальной поверхности тела реснички исчезают.

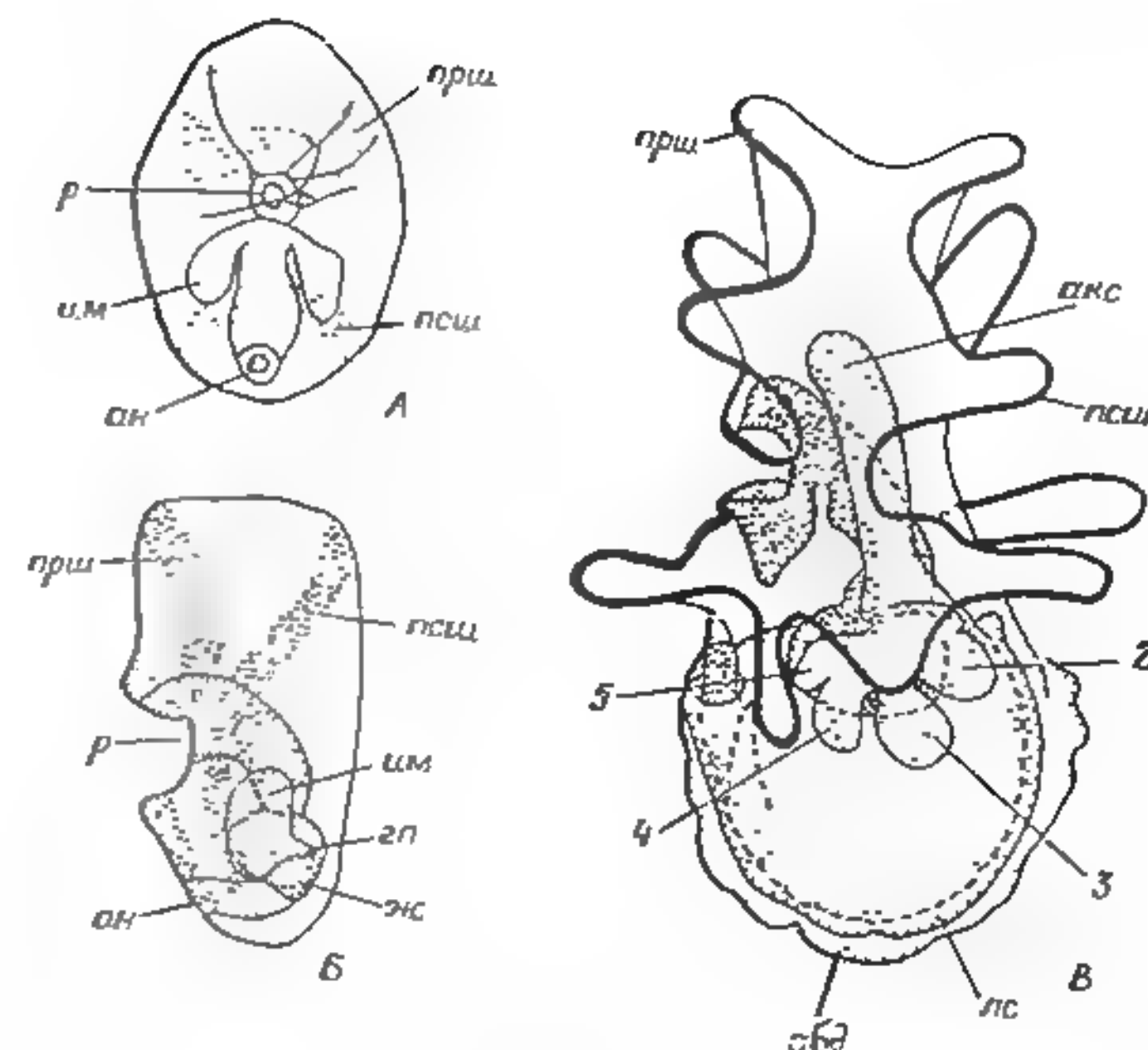
По мере увеличения размеров личинки форма ресничного шнура усложняется: четыре его отрезка, сходящиеся у апикальной пластинки, образуют во S-образному изгибу (рис. 95, Д). С этого момента личинка называется торнарией. Торнария плавает, сохраняя вертикальное положение и вращаясь вокруг продольной оси. Нервным центром торнарии является апикальная пластинка. По данным Даутова и Незлина (1992), в ней содержится ганглиеобразное скопление нервных клеток. Группы нейронов обнаружены также в брюшном эпидермисе непосредственно позади рта и в стенке желудка на границе с тонкой кишкой; отдельные нейроноподобные клетки встречаются и в других частях тела, а в ресничном шнуре проходят пучки аксонов.

Затем по ходу ресничного шнура появляются новые лопасти и изгибы. У так называемых щупальцевых торнарий эти изгибы имеют форму многочисленных узких выростов — щупалец (рис. 156, А). Околотротовая впадина превращается в систему бороздок, по которым пищевые частицы двигаются ко рту. Ресничный шнур может иметь и другую конфигурацию, соответственно различается несколько типов торнарий (см.: Stiasny-Wijnhoff, Stiasny, 1927; Иванова-Казас, 1978), на которых мы задерживаться не будем. Отмечу только, что из всех личинок типа диплеврулы торнария достигает наибольшей сложности.

К концу пелагической жизни (которая продолжается у *Psychodera flava* 3–4 мес. — Hadfield, 1978b) в строении личинки начинаются регрессивные изменения. Ресничный шнур исчезает, но телотрох некоторое время еще сохраняется. Передняя половина личинки приобретает форму хоботка. Объем первичной полости тела сокращается, личинка утрачивает свойственную ей ранее прозрачность, поверхность тела личинки уменьшается, а ее удельный вес увеличивается. Затем исчезает и телотрох, тело приобретает червеобразную форму и намечается его расщепление на отделы (рис. 156, Б–Г), животное переходит к донному образу жизни. Метаморфоз имеет эволютивный характер.

к *Rhabdopleura* (Stebbing, 1970; Dilly, 1973; Lester, 1988a, 1988b). У *Rh. portmani* наблюдается полное дробление со следами спирального типа (Lester, 1988a). Из яйца выходит паренхимуподобная личинка, состоящая из наружного ресничного эпителия и аморфной массы внутренних, богатых желтком клеток (рис. 157). Эта личинка имеет удлинённую форму и передвигается, скользя по субстрату с помощью ресничек. На ее переднем конце находится апикальный орган чувств с нитразпителяльным нервным сплетением, на заднем конце — орган временного прикрепления, а на брюшной стороне — „вентральное вдавление”, выстланное более толстым эпителием. Дилли (Dilly, 1973) принял это образование за гастральное впячивание, но Лестер (Lester, 1988b) показала, что при метаморфозе это вдавление выпячивается, секретирует личиночный кокон, а затем образует вентральную стенку головного щита.

Echinodermata



(что означает „двуперистая“ – от латинского *ripula* – перо; рис. 158). Как показали наблюдения Давыдова с соавт. (1989), преоральное и посторальное ресничные кольца очень часто с самого начала закладываются независимо друг от друга.

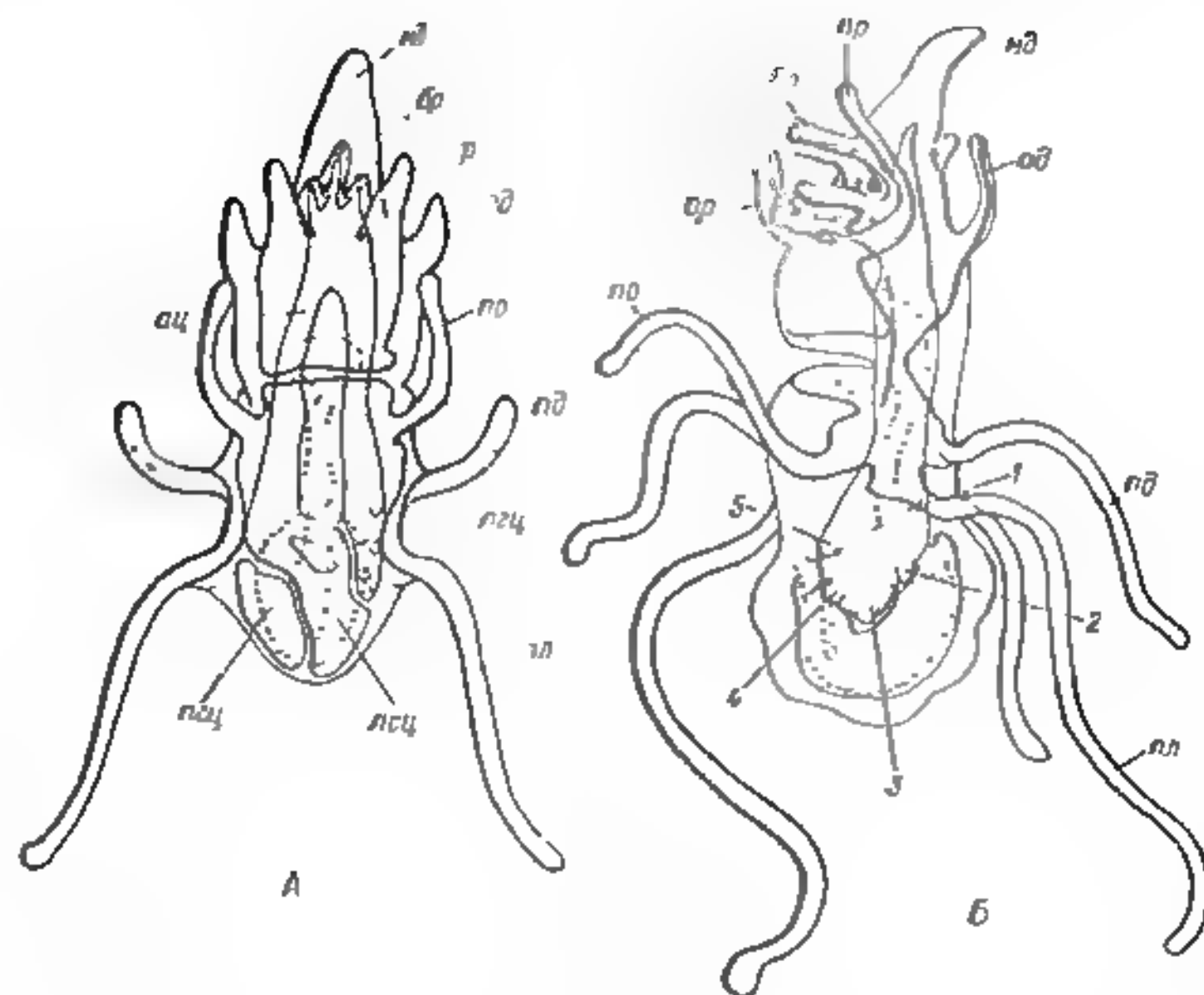


Рис. 159. Брахиолярия *Asterias rubens* с брюшной стороны (А) и в профиль (Б) (по: Gemmill, 1914). ад — антеродорсальные руки, ац — аксоцель, бр — брахиолы, лгц — левый гидроцель, лсц — левый соматоцель, мд — мезодорсальный вырост, пд — постеродорсальная рука, лп — постеролатеральные руки, по — посторальные руки, лр — преоральные руки, псц — правый соматоцель. 1–5 — зачатки радиальных каналов. Кишечник очерчен прерывистой линией.

ныеют форму цилиндрических придатков, на концах которых находятся сосочки, состоящие из ресничных чувствительных и железистых клеток. Секрет этих желез служит для первого временного прикрепления к субстрату. Окончательное прикрепление происходит с помощью диска, который тоже состоит из крупных железистых клеток, в которых содержатся внутриклеточные волокна. После выделения цементующего секрета эти волокна тинутся от погруженных в этот секрет микроворсинок клеток диска до подстилающей диск базальной мембраны и обеспечивают механическую прочность прикрепления. После прикрепления брахиолярии предротовая лопасть играет роль стебелька, а в задней части личинки формируется definitivoное тело животного (рис. 160). При этом левая сторона личинки становится оральной стороной звезды, а правая — абсоральной стороной (следует подчеркнуть, что оральная и абсоральная стороны взрослых Иглокожих не соответствуют таковым личинки). Затем ресничный шнур, стебелек прикрепления и другие личиночные части редуцируются и молоденькая звезда начинает свободно ползать по дну. Прикрепленная стадия в развитии Морских звезд расценивается как указание на существование такой же стадии в филогенезе Иглокожих.

У Морских звезд из сем. *Luidiidae* и *Astropectinidae* стадия брахиолярии отсутствует и метаморфоз протекает без прикрепления. При этом у *Luidia sarsi* личиночное тело отбрасывается в почти неизменном виде (Strathmann, 1978). Билинарная *Luidia* sp. обладает еще одной особенностью, совершенно не свойственной личинкам других Иглокожих, — она способна размножаться почкованием. Дочерние личинки, имеющие стомодеум и анус, но не вполне дифференцированный кишечник, и без ясно выраженного ресничного шнура формируются на задних боковых руках материнской

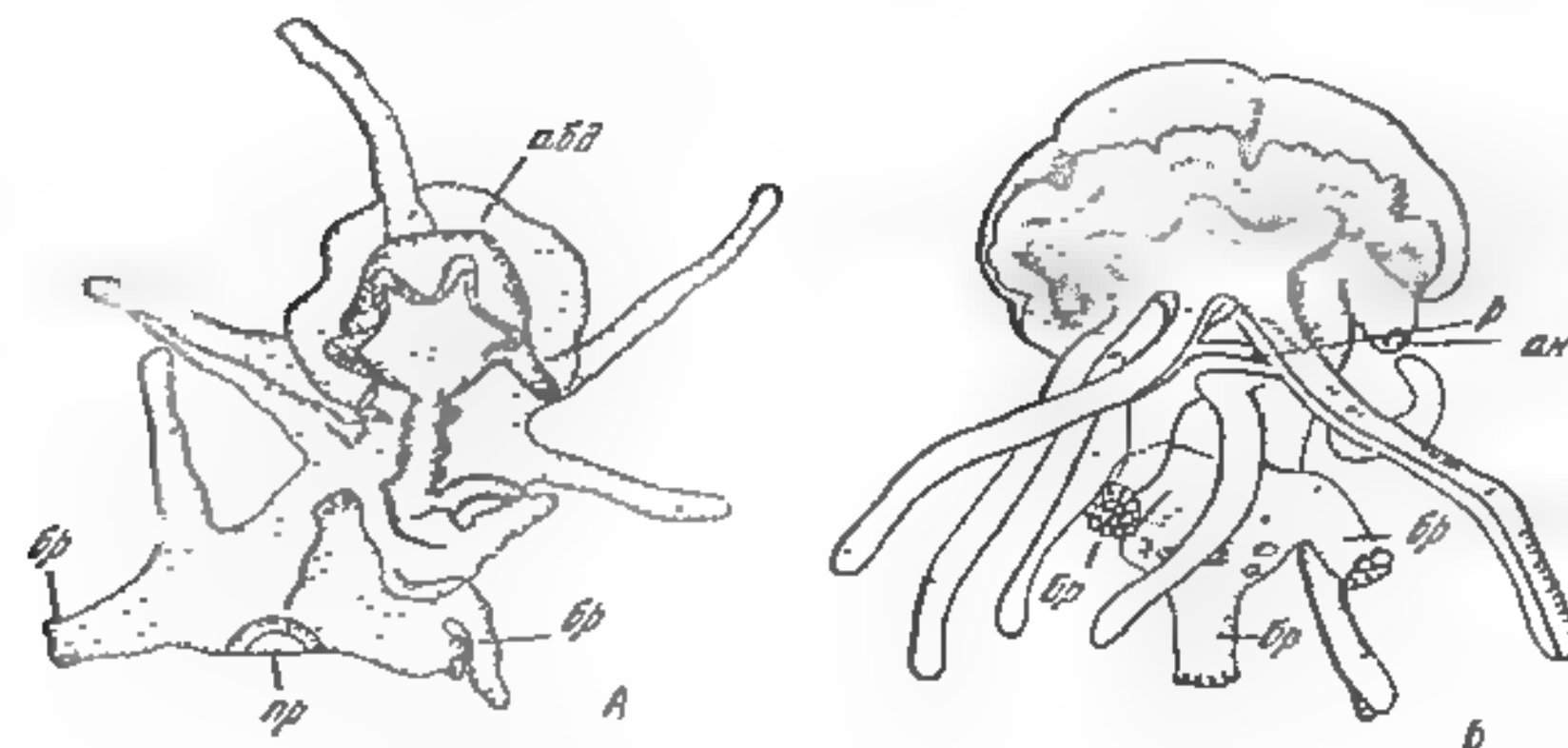


Рис. 160. Метаморфоз *Asterias*.

Две стадии: А (по: Goto, 1896), Б (по: Gemmill, 1914). абд — абсоральный диск, ан — анус, бр — брахиолы, лр — присосковидный орган, р — рот.

билинаррии. Через 12–15 ч после отделения они сама приобретают строение билинаррии (Bosch et al., 1989).

В литературе обсуждается вопрос, какой тип развития следует считать более примитивным для Морских звезд — с брахиолярией или без нее. Одни авторы (Gemmill, 1914; Mac Bride, 1923) защищают идею примитивности брахиолярии, другие (Mortensen, 1922; Oguro, 1989) считают ее специализированной личинкой более позднего происхождения. По мнению Огура, способность билинаррии *Luidiidae* и *Astropectinidae* прикрепляться с помощью снабженных присосками амбулакральных ножек более примитивна, чем использование специализированного прикрепительного аппарата брахиолирий.

Возражая Мортенсену, Мак-Брайду (Mac Bride, 1923) ссылаются на сходство прикрепительного диска брахиолярии с таковым у долиолярии Морских лилий (которое было подтверждено и более поздними электронно-микроскопическими исследованиями, — Chia et al., 1986), оба эти органа занимают сходное положение на преоральной лопасти, которая играет роль стебелька; одну из причин отсутствия прикрепления у *Luidia* и *Astropecten* Мак-Брайд видит в том, что эти Морские звезды живут на песчаном грунте и им просто не к чему прикрепиться. По этому поводу можно еще заметить, что органы прикрепления должны были появиться у предков Иглокожих гораздо раньше, чем амбулакральные ножки в их современном виде. Присасывание амбулакральных ножек к субстрату не служит для сколько-нибудь длительного прикрепления к субстрату и является одной из фаз при ползании Иглокожих. Отсутствие специальных органов прикрепления у некоторых Морских звезд (и всех остальных Иглокожих, кроме Морских лилий) легко понять как следствие общей тенденции к элиминации из онтогенеза прикрепленной стадии, которая утратила свое значение после того как большинство Иглокожих стало подвижными животными. Брахиолярия бесспорно является специализированной личинкой (хотя и не в большей степени, чем билинаррия или плотеус), но свойственный ей прикрепительный диск есть очень древний личиночный орган, который большинство других личинок Иглокожих уже утратили.

Происходящие во время метаморфоза внутренние процессы очень сложны (см.: Иванова-Казас, 1978), но суть их сводится к следующему. Большая часть личиночного кожного эпителия (кроме ресничного шнура) становится definitivoным кожным покровом. Рот и анус замыкаются, и животное временно перестает питаться. Радиальная

симметрия прежде всего проявляется в развитии амбулакральной системы. Левый гидроцель приобретает форму дуги, а затем в результате слияния ее концов превращается в амбулакральное кольцо. На амбулакральном кольце появляется пять выпячиваний — зачатки радиальных каналов, по ходу которых развиваются амбулакральные ножки. Амбулакральное кольцо сохраняет связь с аксоцелем, при участии которого формируется definitivoный каменистый канал.

На левом боку личинки над гидроцелем эктодерма утолщается и образует пятипопастный оральный диск, в центре которого возникает впячивание, прорастающее через кольцо гидроцеля и соединяющееся с остатком пищевода, — так возникает новое ротовое отверстие. Одновременно на правом боку личинки появляется абсорбальный диск, в центре которого прорывается новое анальное отверстие. Правый гидроцель часто остается необособленным и сколько-нибудь существенной роли в развитии не играет. За счет аксоцелей, которые у Морских звезд обычно остаются слитными, образуется осевой синус и внутреннее оральное перигемальное кольцо. Левый соматоцель дает гипогастрический целом, абсорбальное и наружное оральное перигемальное кольцо. Производным правого соматоцеля является только эпигастрический целом. В кишечнике происходит реорганизация, связанная с изменением характера питания (взрослые Морские звезды — хищники); появляется 5 пар впадающих в желудок пилорических желез. Из мезенхимы развиваются мышцы и скелетные пластинки. Первичные половые клетки появляются в мезентерии между левым и правым соматоцелями. Дефинитивная нервная система развивается без связи с личиночной в утолщениях эктодермы орального и абсорбального дисков.

Как сообщает Грир (Greer, 1962), у *Eusporodla helianthus* бластулообразная личинка выходит из яйцевой оболочки на 2-й день развития, на 5-й день образуется бипиннария, которая на 7-й неделе превращается в брахиолярию; прикрепление происходит на 9–10-й неделе развития, после чего метаморфоз завершается. Из этого можно заключить, что большая часть связанных с метаморфозом морфогенетических процессов протекает еще во время плавания и питания личинки.

В других классах Иглокожих дефинитивный органогенез протекает по той же схеме, хотя имеет некоторые второстепенные особенности, на которых мы останавливаться не будем.

Начальные стадии постэмбрионального развития *Holothurioides* сходны с таковыми Морских звезд, но передние заливы окологротовой впадины не сливаются друг с другом и деления ресничного шнура на два кольца не происходит. Эта личиночная стадия Голотурий называется аурикулярией (от латинского *auricula* — ухо; рис. 161, А, Б). Особенно сильного развития достигают „ушки“ у относящейся к неизвестному виду *auricularia nudibranchiata*, длина которой достигает 7–15 мм (Chun, 1896). На этой стадии появляются и первые скелетные элементы в форме звездочек и колесиков.

У многих Голотурий в полости тела аурикулярии содержатся так называемые эластические, или гиалиновые, шары. Эти образования состоят из гомогенного вещества, выделяемого заключенными в них клетками. Сначала считали, что вещество гиалиновых шаров относится к группе липидов, и приписывали им трофическую функцию или функцию ползунков. Было высказано также предположение, что гиалиновые шары индуцируют развитие поперечных ресничных колец, под которыми они располагаются на стадии долиолярии. Однако последние наблюдения Даутова и Каченко (1995) показали, что гиалиновые шары состоят не из липидов, что они тяжелее воды и потому не могут служить ползунками и что их присутствие не необходимо для развития ресничных колец. Таким образом, функция гиалиновых шаров остается неясной.

Метаморфоз Голотурий описан в работах Бари, Инабы, Смайли (Bury, 1895; Inaba, 1930; Smiley, 1986) и других авторов. Он начинается с того, что форма личинки

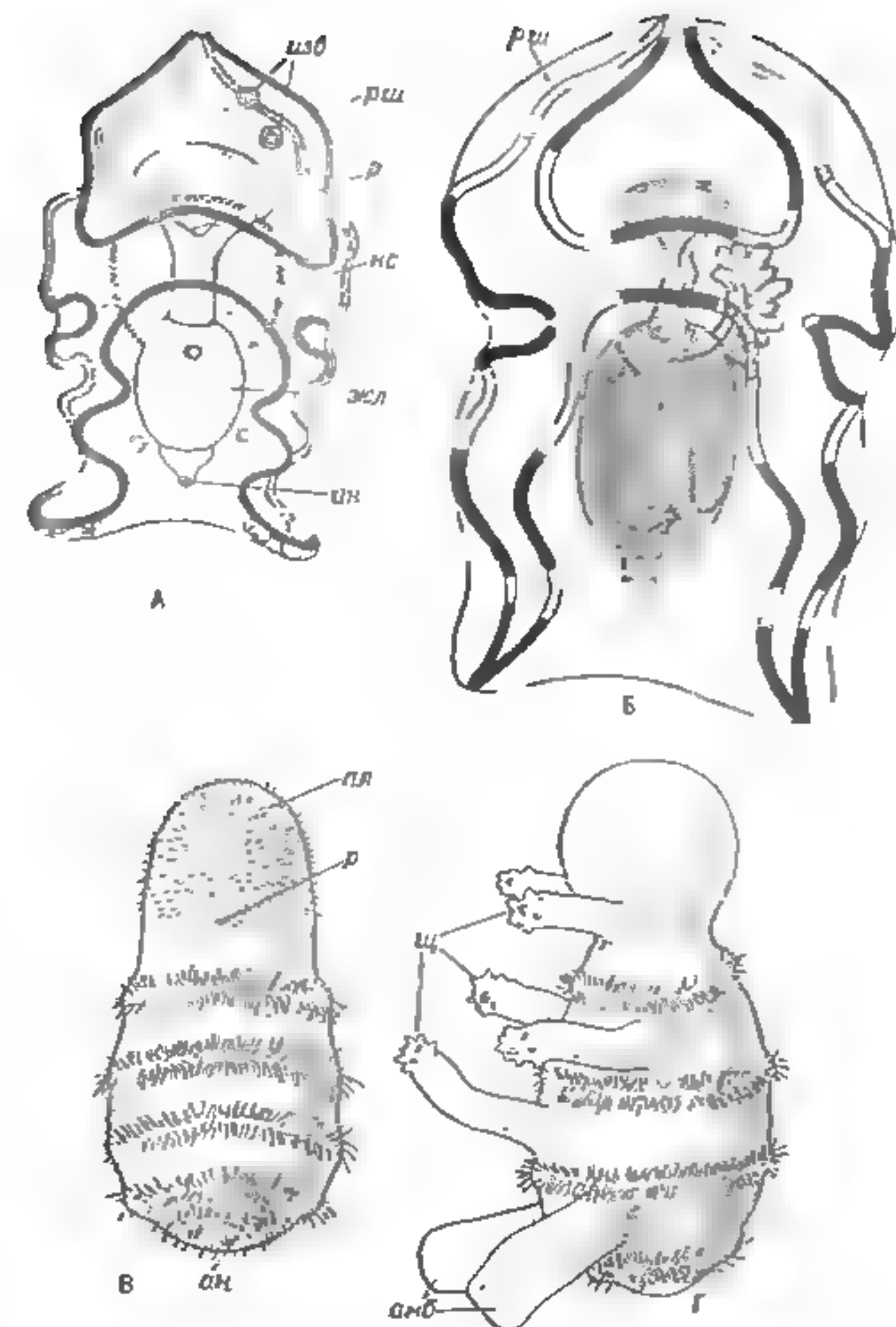


Рис. 161. Метаморфоз Голотурий.

А — аурикулярия *Synapta vittata* (по: Mortensen, 1937). Б — перестройка непрерывного ресничного шнура в кольца (по: Bury, 1895). В и Г — долиолярия и ранняя пентактула *Saccatia planici* (по: Selenka, 1876). амб — амбулакральные ножки, ан — анус, жл — желудок, изб — известковые тельца, нс — личиночная нервная система, пл — преоральная лопасть, р — рот, рш — ресничный шнур, ц — окологротовые щупальца.

становится более простой и компактной, боковые лопасти исчезают, окологротовая впадина сглаживается. Ротовое отверстие сдвигается влево, окружающая его эктодерма утолщается и впячивается внутрь, образуя преддверие (*vestibulum*), открывающееся наружу лишь узким отверстием. Потом преддверие смещается на передний конец личинки и попадает в левую переднюю петлю ресничного шнура. Сам ресничный шнур местами редуцируется и распадается на несколько отрезков, которые снова соединяются друг с другом таким образом, что получается пять ресничных колец, опоясывающих личинку как обручи бочку (рис. 161, Б–Г). Эта бочонковидная личинка не питается и получила название долиолярии, или куколки (*пура*). Благодаря наличию ресничных колец куколка продолжает вести пелагический образ жизни.

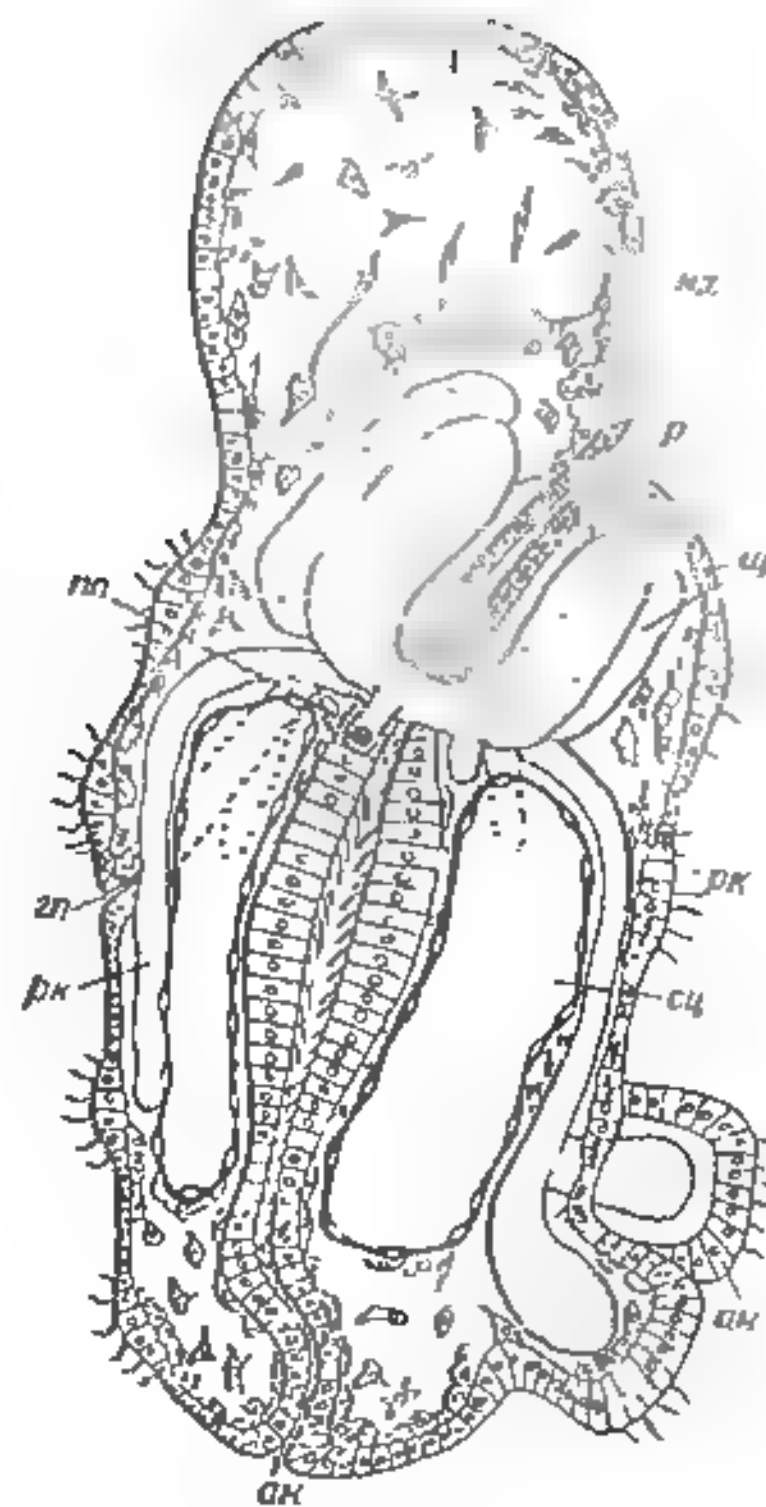


Рис. 162. Внутреннее строение поздней долиолярии *Cuscuta planca* (по: Selenka, 1876).
амб — амбулакральные ножки, ан — анус, гп — гидропор, мз — мезентхима, пл — перерезанный канал полнева пузыря, р — рот, рк — радиальный канал амбулакральной системы, сц — соматоцель, ш — зачатки щупалец.

К этому времени левый гидроцель дугообразно изгибается вокруг пищевода и замыкается в кольцо. На нем образуется 10 дивертикулов, 5 из которых растут к заднему концу и становятся зачатками радиальных каналов амбулакральной системы, а 5 других растут вперед (рис. 162), выпячивают перед собой дно вестибулюма и образуют зачатки околоротовых щупалец. Достигнув определенной стадии развития, щупальца приобретают способность выпячиваться из вестибулюма и втягиваться в него. Такая личинка (пентактула) уже приближается по внешней форме к взрослой голотурии. Переднезадние оси аурикулярни, куколки, пентактулы и взрослого животного практически совпадают.

Большинство взрослых Голотурий ведет ползающий образ жизни, причем три меридиональных ряда амбулакральных ножек (trivium) бывают обращены к субстрату и соответствуют брюшной стороне, а два других ряда (bivium) соответствуют спинной стороне. На примере *Stichopus japonicus* показано, что брюшная сторона аурикулярни становится таковой у взрослого животного (Малахов, Черкасова, 1991).

Характеризуя постэмбриональное развитие Голотурий, можно отметить две его особенности: что он протекает без прикрепления и что он включает в себя стадию непитающейся бочонковидной куколки. Интересно, что ресничные структуры, участвующие в питании аурикулярни, на стадии куколки не просто редуцируются, но перестраиваются и продолжают служить теперь уже исключительно для плавания.

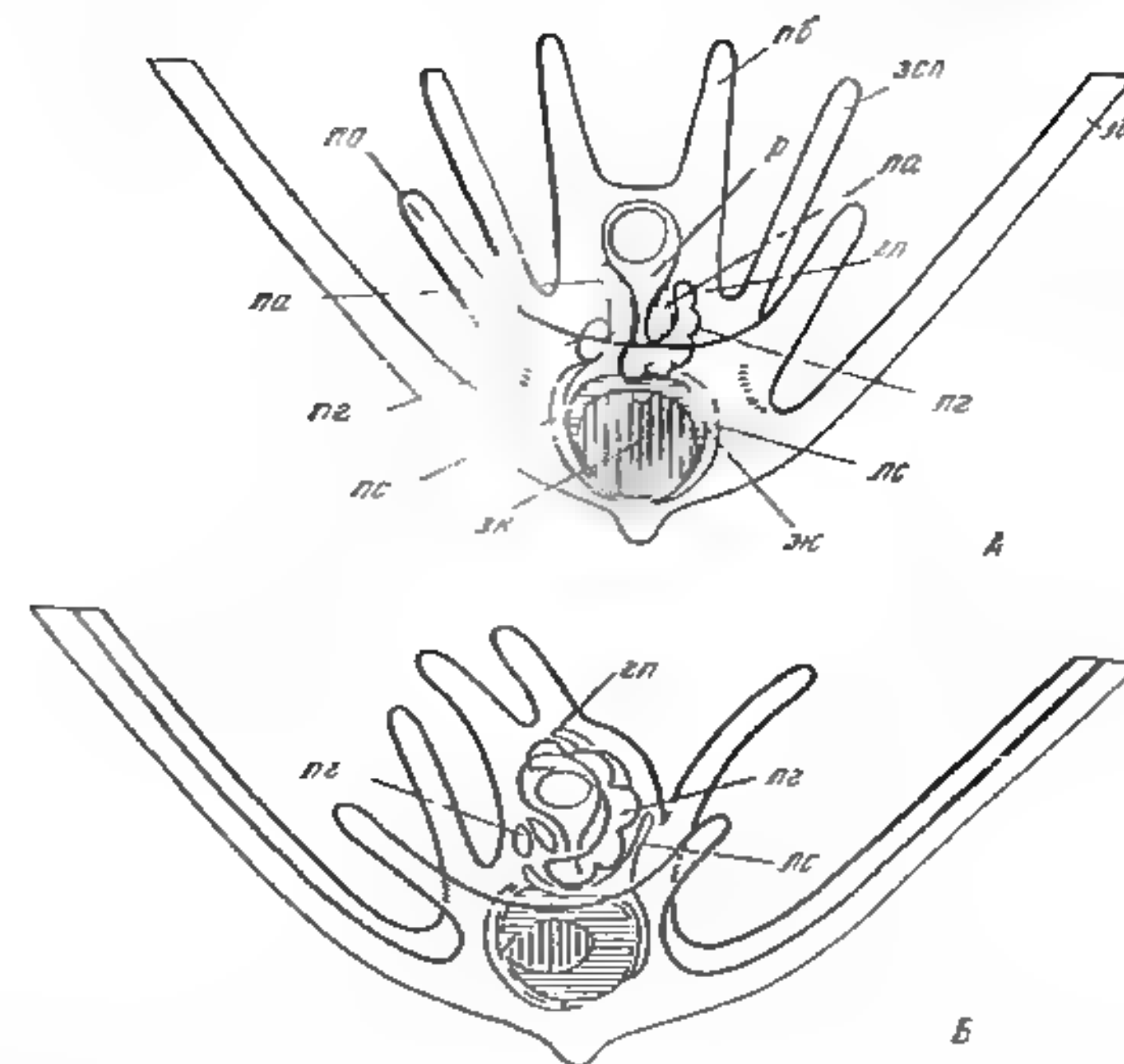


Рис. 163. Офиоплютеус (А) и начало метаморфоза (Б) у *Ophiothrix fragilis* (по: Mac Bride, 1907).
гп — гидропор, зк — задняя кишка, ж — желудок, зб — заднебоковая рука, зсп — заднеспинная рука, лп — левый аксоцель, лг — левый гидроцель, лс — левый соматоцель, лб — левая переднебоковая рука, пг — правый гидроцель, по — посторальная рука, пс — правый соматоцель, р — рот. Скелетные иглы не изображены.

По-видимому, кольцеобразное расположение ресничек лучше всего способствует выполнению локомоторной функции. Сравнительные наблюдения показали, что личинки с ресничными кольцами плавают быстрее, чем личинки с равномерным ресничным покровом или с извилистым ресничным шнуром (Lee, 1984, 1985, — цит. по: McEuen, Chia, 1991). Существование непитающейся стадии у Голотурий менее оправдано, чем у Морских звезд, так как способы питания аурикулярни и взрослого животного сходны и пищеварительный тракт первой почти целиком переходит ко второму (Chla, Burke, 1978).

У Ophiuroidea и Echinoidea диплеврула превращается в личинку, которая называется офиоплютеусом у первых и эхиноплютеусом у вторых (рис. 163; 164). У этих личинок по краю околоротовой впадины располагается 4–6 пар длинных рук, направленных косо вперед и в стороны. Петли ресничного шнура доходят до самой вершины рук. Личиночные руки получили специальные обозначения. Они развиваются не все одновременно, а в определенной последовательности — различной у офио- и эхиноплютеусов. У этих личинок развивается сложный личиночный скелет, который поддерживает руки и строится из трехлучевых спикул. В каждую руку обычно входит один особенно длинный луч, а два луча остаются в теле личинки и, соединяясь друг с другом дополнительными ответвлениями, образуют „корзинку” вокруг внутренних органов. Формирование личиночного скелета начинается у Офиур в двух центрах, а у Морских ежей возникает 5–6 таких центров. Это, а также раз-

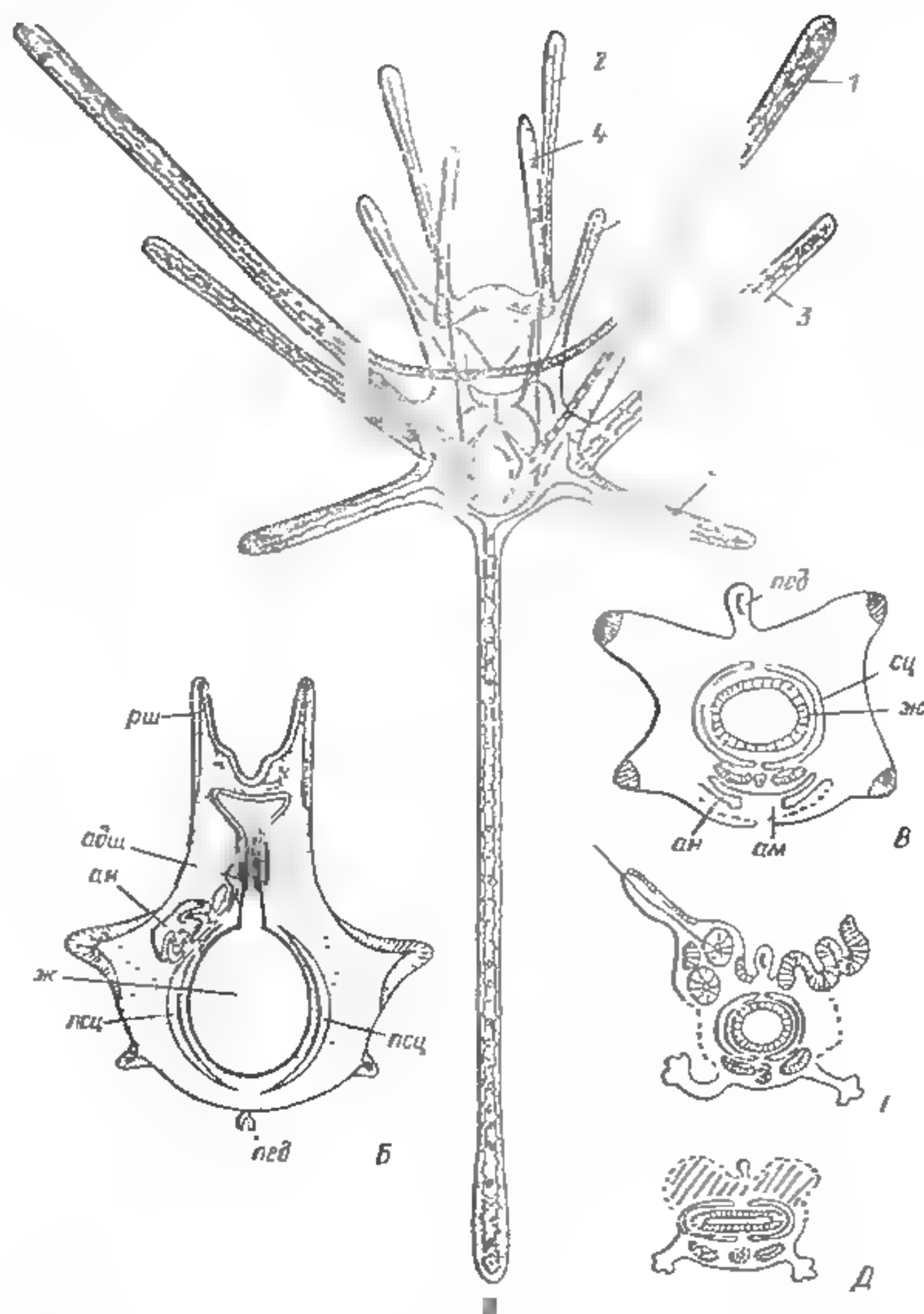


Рис. 164. Метаморфоз Морских ежей.

А — эхиноплютеус *Loevenia elongata* (по: Mortensen, 1937); Б — начало метаморфоза на фронтальном разрезе (по: Mac Bride, 1903); В, Г и Д — стадии метаморфоза на поперечных разрезах (по: Salenog, Hinegardner, 1978). адш — адоральный шнур, ам — амниотическая полость, ан — амбулакральные ножки, ж — желудок, лсц — левый соматоцель, пед — педицеллярия, псц — правый соматоцель, рш — ресничный шнур, сц — соматоцель. 1—6 — руки.

что личинки типа плутеуса возникли у Офиур и Морских ежей независимо (Mac Bride, 1914b).

Путем прижизненной декальцинации можно личинок лишить скелета. У части личинок после этого скелет восстанавливается, если же этого не происходит, руки начинают укорачиваться и резорбируются. Такие личинки хуже ориентируются в толще воды и „кувыркаются“ при плавании (Pennington, Strathmann, 1990).

В явных частях ресничного шнура направление биения ресничек может изменяться — это отражается и на направлении плавания. У поздних плутеусов часто появляются эполеты — поперечные полосы с более длинными ресничками, которые развигаются как обособившиеся части главного ресничного шнура (Olsen, 1942). У некоторых эхиноплютеусов они поячают особенно сильное развитие и образуют ниже основания рук два почти полных кольца (Mac Bride, 1903; Onoda, 1931; Ubisch, 1959). Эполеты являются исключительно локомоторными структурами. В движении эхиноплютеусов участвуют также личиночные руки, которые сдвигаются и раздвигаются и тем влияют на направление и скорость плавания. Особенно длинные руки личинки *Diadema setosum* совершают периодически по 6—8 резких движений, а в промежутках между активными периодами они растопырены горизонтально (Chia et al., 1984).

Офиуры и Морские ежи проходят метаморфоз без прикрепления.

У Офиур личиночный пищевод и желудок временно утрачивают просвет и превращаются в плотную клеточную массу; позднее просвет снова появляется, а стенки этих органов приобретают эпителиальное строение, но тонкая кишка личинки атрофируется полностью. Левый гидроцель приобретает форму пятилопастной дуги, один конец которой охватывает пищевод с дорсальной стороны, увлекая за собой кожные покровы предротовой части личинки вместе с антеролатеральными руками, так что личинка становится асимметричной (рис. 163, Б). Другой конец гидроцеля более медленно огибает пищевод с вентральной стороны и сливается с первым. Затем на брюшной стороне личинки образуется пятиугольный оральный диск, в центре которого оказывается рот, и начинается редукция личиночных рук; definitivoные руки развиваются после того, как личинка олустится на дно.

Таким образом, брюшная сторона офиоплютеуса становится оральной стороной взрослой офиуры. Но у *Ophiopholis* оральные элементы definitivoного скелета закладываются на левой стороне личинки, а аборальные — на правой. Из этого следует, что совпадение брюшной стороны личинки с оральной стороной офиуры есть вторичное явление, более примитивными следует считать отношения, свойственные Морским звездам (Olsen, 1942).

Метаморфоз совершается у Офиур постепенно. Иногда (у *Ophiura brevispina* и *Ophiolepis elegans*) имеется стадия, на которой ресничный шнур и первые амбулакральные ножки существуют и функционируют одновременно, так что личинка может попеременно плавать и ползать (Strathmann, 1978).

Иначе протекает метаморфоз у *Ophiocoma pumila*. По описанию Младенова (Mladenov, 1985), у этой Офиуры вначале развивается типичный планктотрофный офиоплютеус с четырьмя парами рук и парой эполет, несущих более длинные реснички, который к концу пелагической жизни превращается в куколку. Личиночные руки постепенно репуцируются: они укорачиваются, приобретают форму широких лопастей и исчезают. Дольше других сохраняется правая антеролатеральная рука, которая превращается в преоральную лопасть. Появляются первые амбулакральные ножки (по одной паре в каждом радиусе). За счет ресничного шнура у основания преоральной лопасти образуется ресничная лента (кольцо?), три интеррадиальные ресничные полосы на брюшной стороне (две слева и одна справа) и сдвинутая вправо ресничная лента на заднем конце. В образовании этих ресничных полосок эполеты не участвуют. (К сожалению, Младенов не дает хорошего изображения этой личинки, но, судя по его описанию, ова очень похожа на личинку *Ophionereis annulata*, — см. рис. 167, Г).

Личинка *O. pumila* быстро и маневренно плавает, временно прикрепляясь к субстрату амбулакральными ножками. Как полагает Младенов, у *O. pumila* представлен примитивный для Офиур тип постэмбрионального развития. Очень архаическим признаком является и образующаяся у куколки преоральная лопасть, которая на стадии плутеуса развита слабо.

Метаморфоз Морских ежей (см.: Mac Bride, 1903; Uebisch, 1913; Czirhak, 1960) имеет более специализированный характер. Задолго до конца пеллагического периода левый гидрочель принимает форму пятилопастного кольца. Одновременно на левом боку эктодерма образует вестибулярное (или амниотическое) впячивание (рис. 164, В), утолщенное дно которого соответствует оральному диску Морских звезд и Офиур. У *Echinus* это впячивание полностью отшнуровывается от наружной эктодермы, а у *Paracentrotus* оно сохраняет наружное отверстие. Внутри амниотической полости происходит формирование маленького ежа. Таким образом, эхиноплютеус является типичной эндолярвой.

У *Dendraster excentricus* в течение первых 15–20 мин метаморфоза происходит укорочение и редукция личиночных рук. Предполагается, что укорочение рук обусловлено сокращением содержащихся в клетках кожного эпителия личинки актиновых микрофиламентов (Burke, 1985). У *Lytechinus pictus*, по описанию Камерона и Хайнегарднера (Cameron, Hinegardner, 1978), на заключительных стадиях метаморфоза расположенные на левой стороне эхиноплютеуса руки отгибаются и обнажают область, где происходит формирование definitivo тела морского ежа („echinusrudiment“). Личиночный кожный эпителий сокращается (составляющие его клетки из плоских становятся кубическими), амниотическая полость раскрывается и выворачивается, а уже успевшие сформироваться амбулакральные ножки высовываются наружу (рис. 164, Г, Д). Эпителиальные стенки амниона ложатся поверх дегенерирующих личиночных тканей и образуют definitivo кожный эпителий (только небольшая область перипрокта формируется за счет личиночного эпителия правого бока личинки). Обычно считается, что главный ось формирующегося морского ежа образует прямой угол с продольной осью эхиноплютеуса, но, по наблюдениям Крючковой (1979), definitivo ось тела может отклоняться вперед или назад и этот угол сокращается до 60°. Подготовительная стадия развития продолжается около месяца, а трансформация плутеуса во взрослого ежа завершается за 1 ч.

Как сообщает Стратман (Strathmann, 1978), когда личинка олушается на дно, амбулакральные ножки „исследуют“ субстрат и могут к нему присасываться, но если субстрат оказался негодным, они снова втягиваются и личинка продолжает плавать.

В естественных условиях компетентные личинки *Dendraster excentricus* приступают к метаморфозу в ответ на присутствие в воде растворимых продуктов жизнедеятельности взрослых особей того же вида, но метаморфоз можно индуцировать путем электрической стимуляции апикального ганглия, расположенного между антеролатеральными руками (Burke, 1983c, 1983d).

Гистологические процессы при метаморфозе Морских ежей более сложны, чем у других Иглокожих: личиночный кожный эпителий почти полностью заменяется новым, кишечник тоже проходит через фазы дедифференциации и редифференциации (Chia, Burke, 1978). В этом отношении метаморфоз Морских ежей напоминает таковой Насекомых с полным превращением.

Грейв (Grave, 1903) описывает у только что завершившего метаморфоз *Mellita testudinata* три ресничных пояса, из которых средний прерывается в области ротового отверстия (рис. 165). Остается неясным, как развиваются эти пояса, — если предположить, что они образуются из остатков ресничного шнура (как у Голотурий и Офиур), то трудно объяснить, каким образом эти остатки попадают в амниотическую полость, где происходит формирование definitivo тела животного.

Представляют интерес особенности метаморфоза в древнем отряде Cidarzoidea, возникшем, по предположению Эмлета (Emlet, 1988), независимо от других групп современных Морских ежей. У них формирование definitivo тела на боку эхиноплютеуса происходит без образования амниотической полости, почему Эмлет высказывает сомнения в том, что это образование гомологично вестибулярному впячиванию других Иглокожих.

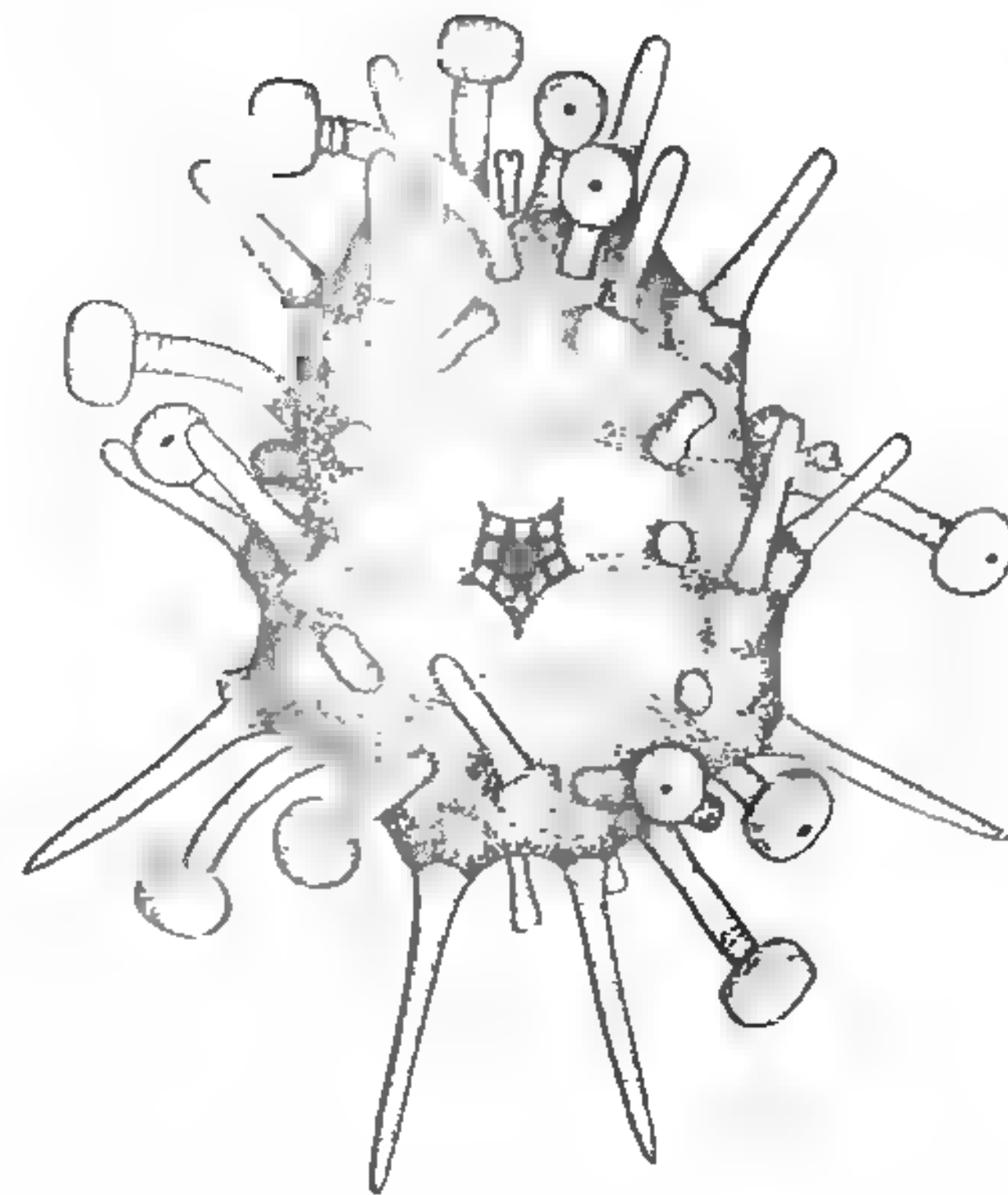


Рис. 165. Морской еж *Mellita testudinata* в конце метаморфоза (по: Grave, 1903).

Класс Crinoidea считается самой древней группой среди современных Иглокожих, так как некоторые его представители ведут прикрепленный образ жизни и во взрослом состоянии, но развитие их сильно изменено из-за большого количества желтка. Для Морских лилий характерна лентотрофная личинка с 4 или 5 ресничными поясами — долиолярия (рис. 166, А, Б). У *Antedon* постэмбриональное развитие начинается сразу с долиолярии, а у *Florometra* из яйца выходит личинка, которая сначала равномерно покрыта короткими ресничками (большую длину имеют лишь реснички апикального органа), но приблизительно через сутки эта личинка тоже преобразуется в долиолярию (Lacalli, West, 1986); часть эктодермальных клеток утрачивает реснички, и между „облысевшими“ участками остаются лишь узкие полосы ресничных клеток. Эти полосы складываются сначала в своеобразный рисунок, который, по мнению Лакалли и Веста, может рассматриваться как производное извилистого ресничного шнура плутеуса. Позднее происходит преобразование циллярной куколки. Позднее происходит преобразование циллярной куколки у Голотурий и устраняет всякие сомнения в том, что в эволюционном прошлом Морские лилии тоже имели планктотрофную личинку типа диллевулы и стадию куколки. Впрочем, Лакалли и Вест допускают, что более простой способ развития нескольких поперечных ресничных полосок невозможен из-за каких-то особенностей морфогенетического механизма.

В апикальном органе долиолярии различаются два типа чувствительных и железистых клеток. Подле апикального органа на брюшной стороне находится при-

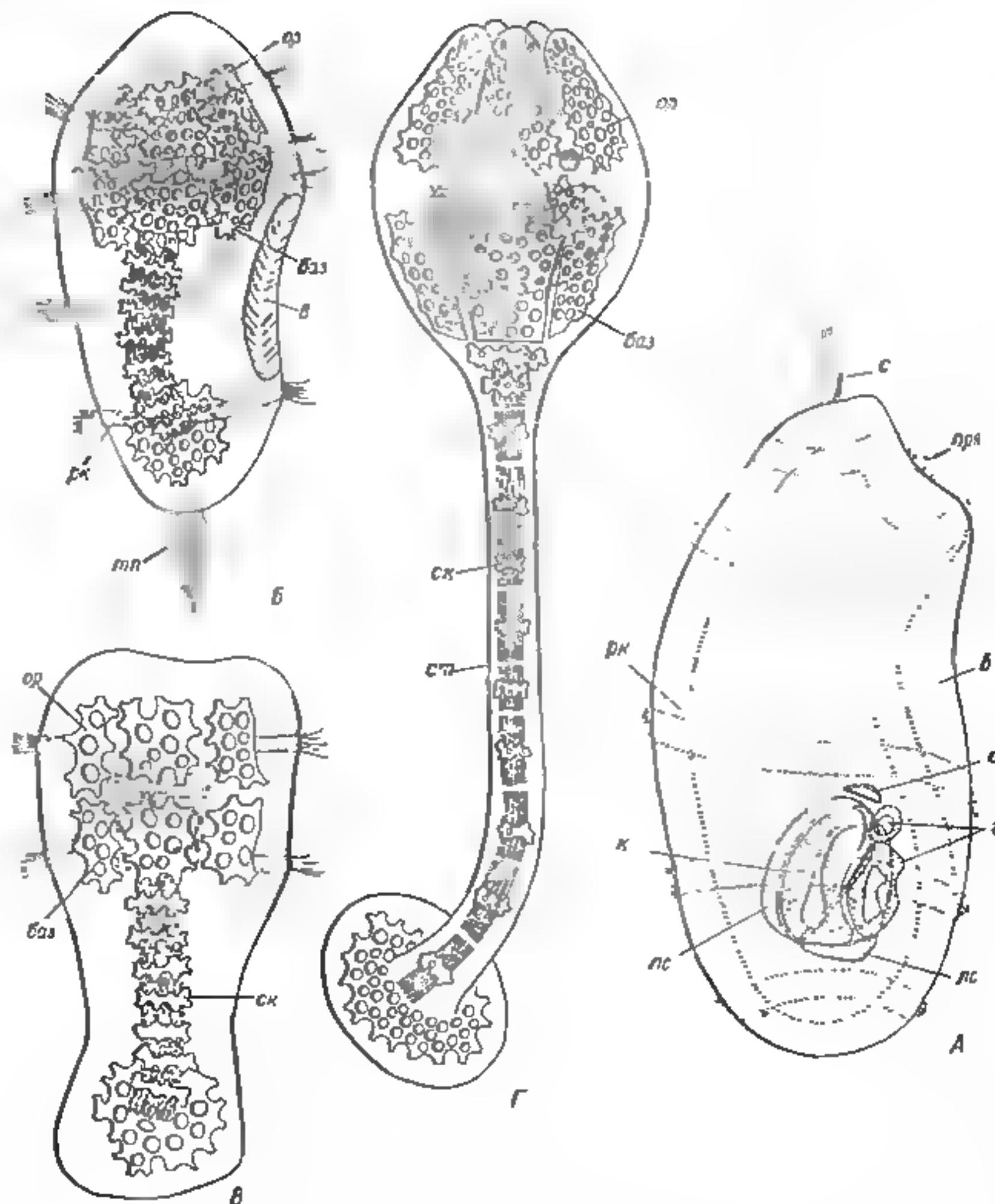


Рис. 166. Метаморфоз Морских лилий.

А — личинка *Antedon adnatica* (по: Seeliger, 1892); Б, В и Г — стадии метаморфоза *A. rosacea* (по: Thomson, 1865). а — аксоцель, баз — базальные скелетные пластинки, в — вестибулярное втягивание, г — гидроцель, к — зачаток кишки, лс — левый соматоцель, ор — оральная скелетная пластинка, лс — правый соматоцель, пря — прикрепительная ямка, рк — ресничные кольца, с — султанчик, ск — скелетные пластинки стебелька, ст — стебелек, тл — теменная пластинка.

крепительная ямка, из-за которой переднее ресничное кольцо остается незамкнутым. Прикрепительная ямка состоит из ресничных и железистых клеток; последние выделяют цементирующее вещество. По ультраструктурным признакам этот орган очень похож на прикрепительный диск брахиолярии (Chia et al., 1986). Между 2-м и 3-м ресничными поясками на брюшной стороне находится вестибулярное втягивание. В задней части личинки располагается комплекс зачатков внутренних органов: замкнутый энтодермальный пузырек — зачаток средней кишки, к которому справа и слева примыкают соматоцели, с брюшной стороны — непарный гидроцель, а спереди — тоже непарный аксоцель. В первичной полости тела содержится большое

количество мезенхимных клеток и начинается формирование решетчатых скелетных пластинок (рис. 166). Три цикла из пяти пластинок лежат вокруг комплекса зачатков внутренних органов, а в передней части личинки столбиком располагаются пластины будущего стебелька.

Нервная система долиолярии *Florometra* состоит из нервного ганглия, включающего в себя 10–12 мультиполярных клеток и лежащего в эпидермисе непосредственно под апикальным органом, и базиспителлиального нервного сплетения, более плотного у переднего конца и под 1-м ресничным пояском (Chia et al., 1986). У личинки *Antedon* описаны два продольных нерва, которые тянутся от ганглия по брюшной стороне назад.

После двух дней плавания долиолярия опускается на дно и прикрепляется к нему передним концом, который вытягивается и превращается в стебелек, а задний конец личинки, содержащий зачатки внутренних органов, расширяется и становится чашечкой (рис. 166, В, Г). Апикальный орган, ресничные кольца и нервный ганглий бесследно исчезают.

Тем временем вестибулум замыкается и приобретает форму сплюсненной полости с утолщенной более глубокой стенкой. Между ним и зачатком кишки оказывается гидроцель, принимающая кольцеобразную форму. На дне вестибулула появляется втягивание, которое прорастает сквозь кольцо гидроцели и вступает в сообщение с энтодермальным зачатком кишки. При этом весь комплекс внутренних зачатков поворачивается таким образом, что вестибулум оказывается снаружи, т. е. на бывшем заднем конце личинки. На дне вестибулула появляются зачатки 15 первичных щупалец, которые располагаются пятью группами; в них входят дивертикулы гидроцели. В промежутках между ними (интеррадиально) образуется еще по два щупальца. Тонкий свод вестибулула разделяется на 5 лопастей, которые раздвигаются и дают щупальцам выход наружу. Эта стадия развития получила название цистонидной, за ней следует пентакринусовая стадия (названная так за некоторое сходство с ископаемой сидячей Морской лилией *Pentacrinus*), на которой первичные щупальца и оральные лопасти атрофируются и появляются зачатки дефинитивных рук. После нескольких месяцев прикрепленной жизни метаморфоз завершается: стебелек отламывается, и освободившаяся чашечка начинает ползать по дну с помощью аборальных усиков.

Нет никаких оснований сомневаться в том, что долиолярия Морских лилий гомологична куколке Голотурий. Разница между ними состоит только в том, что у Голотурий эта личинка существует за счет питательных веществ, накопленных на предшествующей планктотрофной стадии, а у Морских лилий — за счет эмбрионального желтка.

Лецитотрофные личинки встречаются и в других классах Иголкокожих (списки видов, которым они свойственны, приводит Касьянов с соавт. (1983)). Эти личинки довольно сильно отличаются по внешнему виду. Так, у Морской звезды *Leptasterias* равномерно покрытая ресничками лецитотрофная личинка состоит из зачатка *hexastis* равномерно покрытая ресничками лецитотрофная личинка состоит из зачатка дефинитивного тела, прикрепительного диска и трех брахиол (рис. 167, А). Сходные лецитотрофные брахиолярии развиваются и у *Asterina pseudoexigua pacifica*, но все их развитие и метаморфоз протекают в полости яичника, так что из половых отверстий выходят маленькие звездочки, уже имеющие по две пары амбулакральных ножек на каждом луче (Komatsu et al., 1990). У личинки *Pteraster militaris* органов прикрепления нет; ее тело разделено экваториальной перетяжкой на два полушария, одно из которых служитместилищем желтка и позднее резорбируется, а из другого развивается сама звезда (рис. 167, В). Личинка *Stenopleura fischeri* имеет удлиненную форму; большую ее часть составляет предротовая лопасть, содержащая обширную первичную полость тела, а задняя часть содержит зачатки органов будущей звезды. Эта личинка планет около двух недель, после чего предротовая лопасть съезжается

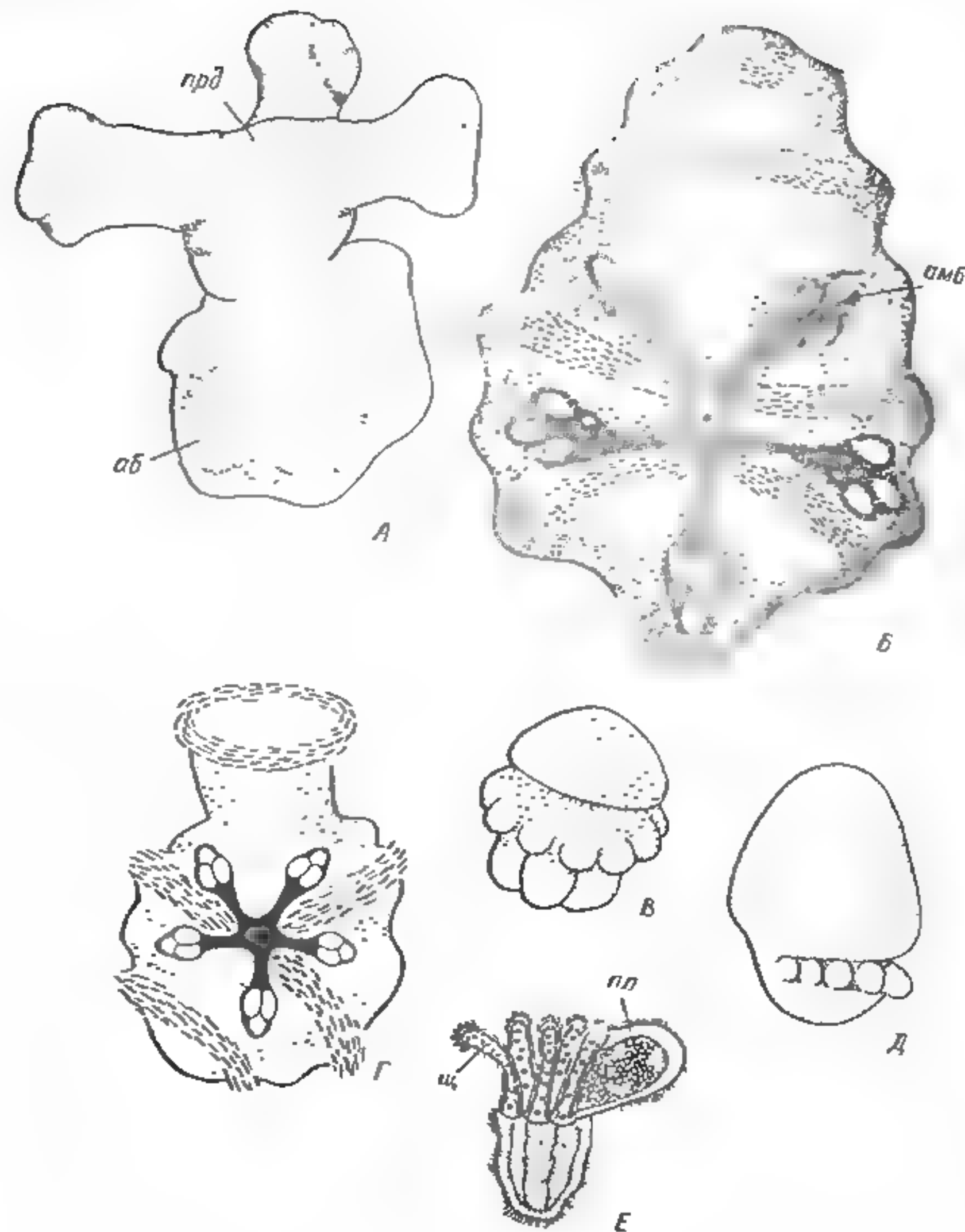


Рис. 167. Лецитотрофные личинки Иглокожих.

А — *Leptasterias hexactis* (по: Osterud, 1918), Б — *Ophioderma brevispina* (по: Grave, 1903), В — *Pteraster militaris* (по: Кауфман, 1968), Г — *Ophionereis annulata* (по: Hendler, 1982), Д — *Heliocidaris erythrogramma* (по: Kaestner, 1963), Е — *Cusumaria elongata* (по: Chia, Buchanan, 1965). аб — аборальная сторона будущей звезды, амб — амбулакральные ножки, пл — преоральная лопасть, прд — прикрепительный диск, щ — щупальца.

и втягивается (или отбрасывается), а сформировавшаяся из задней части личинки маленькая звезда опускается на дно (Komatsu, 1982). Еще более простую форму имеет личинка *Astropecten gisselbrechti*, которая завершает метаморфоз за 4 дня (Komatsu, Nojima, 1985). По мнению Огуры (Oguro, 1989), наличие или отсутствие органов прикрепления у лецитотрофных личинок Морских звезд зависит от того, была ли у их предков стадия брахиолярии. Такие личинки плавают недолго, но у *Mediaster aequalis* метаморфоз может задержаться на 14 мес, если личинка не найдет подходящего места для прикрепления (Birkeland et al., 1971).

Среди Голотурий лецитотрофная аурикулярия развивается у *Chiridota rohsfer*, а долиолярия — у *Caudina chilensis* (см. Касьянов и др., 1983). Долиолярия *Molpadia intermedia* имеет упрощенное строение — в задней части тела только два ресничных кольца, а спереди она равномерно покрыта ресничками (McEuel, Chia, 1985).

Стадия аурикулярии полностью выпала из развития некоторых *Cusumariidae* и *Psolidae*. Так, у *Cusumaria elongata* из яйца выходит ресничная бластула, за которой следуют стадии гаструлы, долиолярии и пентакуты. Последняя снабжена преоральной лопастью, которая при плавании обращена кверху и, по-видимому, играет роль поплавка (Chia, Buchanan, 1969). У *C. japonica* из яйцевой оболочки выходят более продвинутые в развитии личинки, равномерно покрытые ресничками (без ресничных поясков). В передней части этих личинок находится скопление желтка. Такая упрощенная долиолярия переходит затем в стадию пентакуты (Крючкова, 1987). У *Psolus chitonoides* и *Psolidium bullatum* равномерно покрытая ресничками гаструла прямо превращается в долиолярию с тремя ресничными кольцами (McEuel, Chia, 1991).

Начальная стадия развития лецитотрофии наблюдается у глубоководного Морского ежа *Aspidodiadema jacobii*, у которого в первые две недели пелагической жизни плутеус еще не имеет ротового отверстия и не питается (Young et al., 1989). Но личинка *Heliocidaris erythrogramma* всякое сходство с эхиоплутеусом уже утратила. По описанию Виллиамса и Андерсона (Williams, Anderson, 1975), эта личинка не имеет ни личиночных рук, ни ресничных поясков. В ее овальном теле различаются (иногда даже разделяются кольцевыми перетяжками) три отдела: передний, самый массивный (предротовая лопасть), включающий в себя большую часть желтка, более узкий средний отдел, из которого формируется definitivo тело морского ежа („echinus-gudiment“), и небольшой задний отдел, который тоже содержит некоторое количество желтка. В процессе метаморфоза обе желточные лопасти рассасываются.

У некоторых Офиур (*Amphiura chiajei*, *Ophiothrix oerstedii*) развивается лецитотрофный офиоплутеус упрощенного строения — он имеет только одну пару рук и короткий период плавания (Fenaux, 1963; Mladelot, 1979). Но у них известны также лецитотрофные личинки, больше похожие на куколку. Такова личинка *Ophioderma brevispina*, у которой имеются четыре ресничных пояска (рис. 167, Б) и асимметричная личинка *Ophionereis annulata* (рис. 167, Г). Из-за слабого развития личиночных органов метаморфоз лецитотрофных личинок протекает более просто.

Эволюционные отношения между различными формами диплеврулы

Все рассмотренные выше планктотрофные личинки без труда выводятся из диплеврулы, но их специализация пошла в двух направлениях. Одна группа личинок условно может быть названа группой аурикулярии, так как самой простой из них является аурикулярия рода *Holothuria*, обладающая еще не очень сильно развитыми аурикулами. Из нее могут быть выведены более специализированные аурикулярии, бипиннарии и брахиолярии (Mortensen, 1921), а также и торнарии. В другом направлении специализированы плутеусы Офиур и Морских ежей с их длинными руками и хорошо развитым личиночным скелетом. Правда, по мнению Барруа (Barrois, 1924), и хорошо развитым личиночным скелетом является офиоплутеус с тремя парами исходной личиночной формой для Иглокожих является офиоплутеус с тремя парами рук, а эхиоплутеус представляет собой переходную форму к аурикулярии и бипиннарии, но эта точка зрения слабо аргументирована и не получила признания.

Можно считать общепризнанным, что лецитотрофные личинки имеют вторичное происхождение и в большинстве случаев возникают путем упрощения различных планктотрофных личинок. Однако Грейв (Grave, 1903), описавший бочкообразную личинку *Ophioderma brevispina* и обнаруживший следы такой стадии у Морского ежа *Melitta testudinata*, пришел к мысли, что долиолярия есть первичная личиночная

форма, отражающая организацию животного, от которого произошли Иглокожие, а все остальные личинки возникли путем ее преобразования. Однако против выведения диплеврулы из долиюлярии свидетельствует уже тот факт, что в случаях, когда обе личиночные формы представлены в одном онтогенезе, диплеврулоидная стадия предшествует бочонковидной.

Прямо противоположную точку зрения развивает Фелл (Fell, 1945, 1948), по мнению которого увеличение количества желтка в яйцах привело к изменениям развития в двух направлениях: у одних видов плутеусы стали лецитотрофными, а у других возникла совершенно новая личиночная форма — витеಲ್ಲария. Последняя возникла конвергентно и независимо у Офиур, Морских лилий и Голотурий.

Следует заметить, что по его буквальному смыслу название вентеллярии „желто-нал личинка“ можно было бы распространить и на других лецитотрофных личинок, но его применение к куколке Голотурий (и *Orphiosoma pumila*) едва ли оправдано. Однако Фелла не смущает то обстоятельство, что бочонковидная личинка Голотурий развивается из аурикуляррии, не обсуждает он и причины, по которым в разных классах независимо возникли сходные личинки.

Еще раньше Мортенсен (Mortensen, 1898, 1921) высказал мысль, что бочонковидная личинка Офиур есть видоизмененный плутеус. К настоящему времени накопилось много наблюдений, подтверждающих эту идею. Оказалось, что у бочонковидных личинок *Ophiolepis cincta* и *Ophiolereis annulata* имеются в зачаточном виде скелетные элементы, свойственные офиоплутеусам (Mortensen, 1938; Hendler, 1982), а прямое преобразование офиоплутеуса в бочонковидную куколку описано у *Ophicoma pumila* Младеновым (Mladenov, 1985). Сходным образом развивается куколка у Голотурий. Следы ресничного шнура обнаружены и при развитии долиолярии у Морской лилии *Florometra* (Lacalli, West, 1986). Эти факты противоречат также и гипотезе Грейва, но то обстоятельство, что бочонковидные личинки встречаются не только у видов с богатыми желтком яйцами, но и у представителей трех разных классов — Holothurioidea, Ophiuroidea и Crinoidea (а следы этой стадии имеются и у Морского ежа *Mellita*), указывает на их достаточно древнее и отнюдь не конвергентное происхождение. По всей вероятности, личинки такого типа возникли у предков Иголокожих после их перехода к сидячему образу жизни как приспособление, позволяющее продолжать пелагическую жизнь на начальных стадиях метаморфоза.

Представляют интерес и некоторые вариации в процессе метаморфоза. У Кишечнодышащих метаморфоз не сопровождается значительными изменениями в плане строения, а у Иголкокожих изменяется тип симметрии, причем в разных классах отношения между морфологическими осями личинки и осью радиальной симметрии взрослого животного оказываются различными. У Морских ежей и Морских звезд пральный диск формируется на левом боку личинки, таким образом, главная ось взрослого соответствует латеральной оси личинки; у Офиур эта ось совпадает с дорсовентральной осью личинки, а у Голотурий и Морских лилий — с ее продольной осью, но оральная сторона изрослой Голотурии формируется на переднем конце, а взрослой Морской лилии — на заднем конце личинки. Трактовка этих вариаций в рекапитуляционном смысле привела бы нас к маловероятному выводу, что выработка радиальной симметрии в разных классах Иголкокожих происходила разными путями. Очевидно, в самом ходе онтогенеза произошли вторичные изменения, причем развитие орального диска на левом боку личинки следует считать первичным.

Филогенетическое значение личинок типа диплеуры

Диплеврола, как и трохофора, оказалась в центре запутанного узла филогенетических вопросов. Первые соображения по этому поводу были высказаны еще Мечниковым (1874), который обратил внимание на сходство в расположении целомических мешков у личинок Морских звезд с частями гастроваскулярной системы Гребневи-ков. У последних от занимающего центральное положение желудка отходят каналы, расположенные на трех уровнях: акрогастер сверху, два мезогастрических канала на среднем уровне (они дважды дихотомически ветвятся и впадают в меридиональные каналы) и два метагастрических канала снизу (рис. 168). По идее Мечникова, акрогастер гомологичен аксоцелю, мезогастрические каналы — гидроцелям, а метагастри-ческие — соматоцелям; обе группы — Гребневики и Иглокожие — находятся в близ-ком родстве (эту идею позднее подкрепил Беклемишев (1964а)). Тем не менее выведе-нию Иглокожих и Вторичноротых вообще из Гребневигов препятствуют следующие обстоятельства. Во-первых, как уже отмечено выше, в этих группах наблюдаются принципиально различные отношения между первичной полярностью яйца и ани-мально-вегетативной полярностью гастролы, а во-вторых, — полное отсутствие про-межуточных форм.

Затем Земон (Semon, 1888) высказал предположения о строении гипотетического предка Иглокожих, которого назвал *Dipleurula* (позднее это название перешло к личинке) и представлял себе как свободноподвижное билатерально-симметричное животное с энтеродельным целомом. После перехода к прикрепленному образу жизни Диплеурула превратилась в Пентактею — филогенетическую стадию, сходную с пентактулой Голотурий, которая характеризовалась смещением билатеральной и радиальной симметрии, после чего началась дивергентная эволюция классов Иглокожих.

Бари (Bury, 1895) полагал, что билатерально-симметричный предок нглокожих обладал пятью окопоротовыми щупальцами, в которые заходили дивертикулы целома; позднее радиальная симметрия распространилась на другие органы.

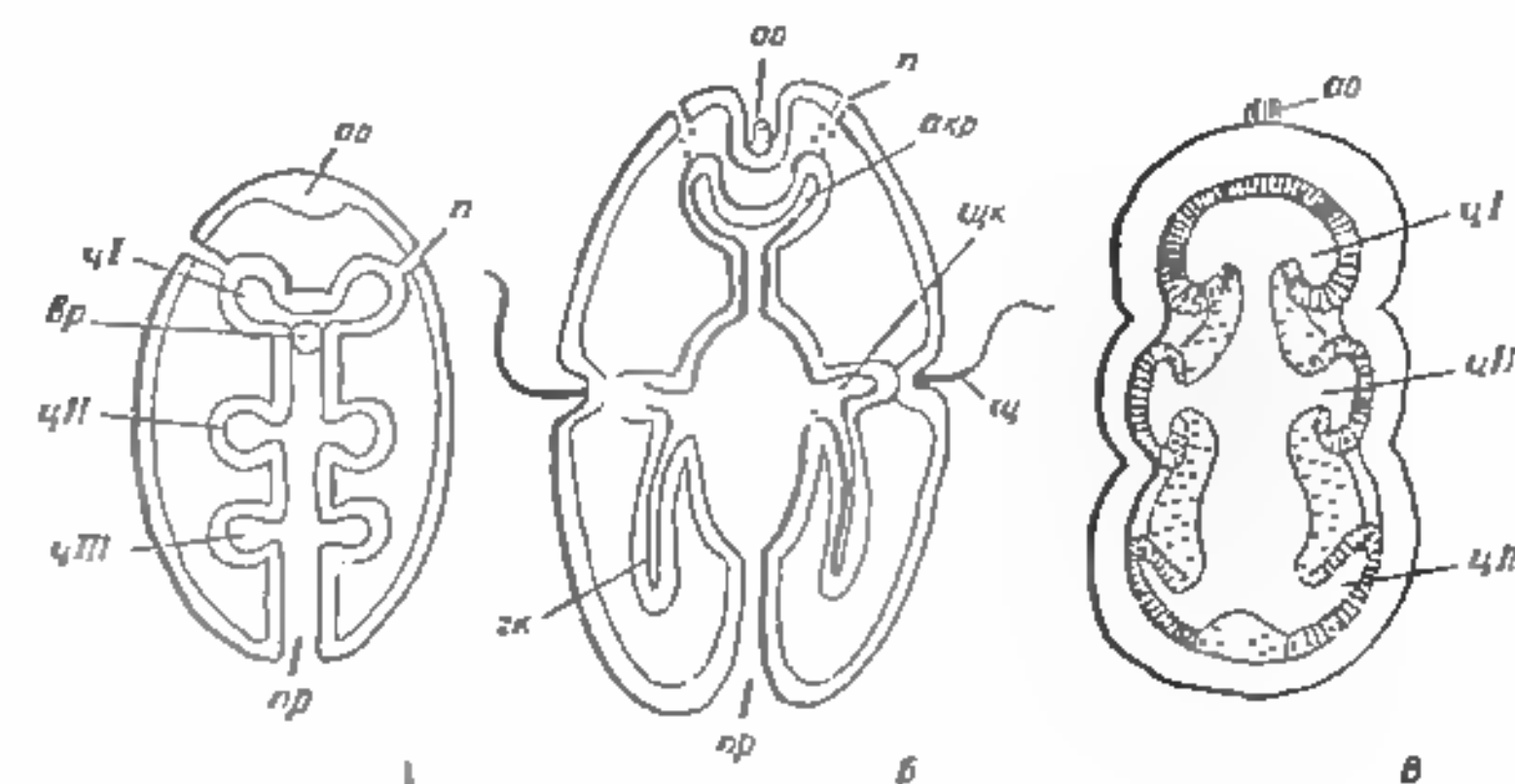


Рис. 168. Сравнение пиллерулы с Гребневиком (по: Беклемишев, 1964а).

Рис. 168. Сравнение диплеорулы с Гребневкой (рис. 167). А — схема строения диплеорулы на стадии образования целовых карманов; Б — схема гастро-васкулярного аппарата Гребневки. В — образование целома у *Saccoglossus kowalewsky* (Ентомологический аппарат Гребневки). А — вторичный рот, ак — глоточные каналы, рсуса) — акрогастер, ао — аборальный орган, пр — первичный рот, ц I, II, III — передние, средние и задние целома, ш — поры акрогастера, лр — щупальца, шк — щупальцевые каналы.

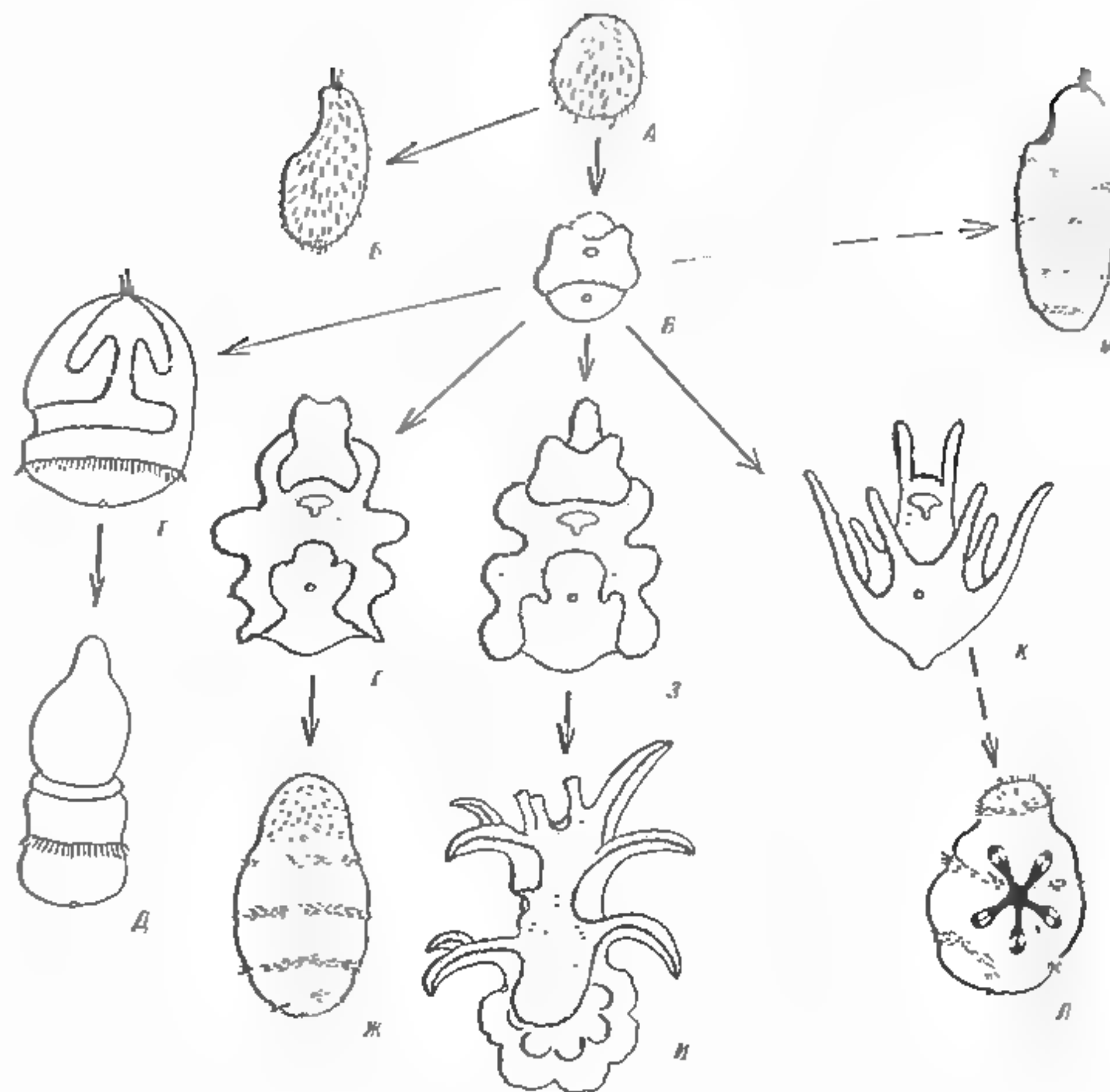


Рис. 172. Эволюционные отношения между личиночными формами Hemichordata и Echinodermata (по: Иванова-Казас, 1992).

А — ресничная гастрюла, Б — паренхимоподобная личинка Pterobranchia, В — дилеврула, Г — торнария, Д — поздняя личинка Enteropneusta, Е — аурикулярия, Ж — бочонковидная куколка Гепфротерий, З — бипиннария, И — брахиотария, К — плутеус, Л — куколка Офиур, М — полиолярия *Saccoglossus* (другие левитотрофные личинки не изображены). Фигуры Б, Г, Д, И и М изображены с левой стороны, остальные — с правой стороны; околоротовая впадина отмечена точками.

с помощью расположенных на мезосоме щупалец, функционирующих по типу „upstream collecting system“. Они имели пелагическую личинку с непродолжительным периодом плавания. Неизвестно, была ли эта личинка планктотрофной, но специализированных ресничных структур для улавливания пищевых частиц у нее не было. Поэтому остается неясным, является ли левитотрофия личинки *Rhabdopleura* первичной или вторичной.

У личинок Enteropneusta период пелагической жизни сильно удлинился и появился специальный локомоторный орган — телотрох. Свойственный взрослым животным питающий аппарат стал закладываться еще на стадии пелагической личинки в форме околоротовой впадины с ресничным шнуром (т. е. возникла дилеврула). Но у взрослых Кишечнодышащих из-за роющего образа жизни щупальца редуцировались, поэтому околоротовая впадина превратилась в личиночный орган. Она подверглась

вторичным изменениям (возникли изгибы ресничного шнура, увеличилась его протяженность), и личинка приобрела форму торнарии.

Можно предположить, что близкий тип развития был сначала присущ и предкам Echinodermata, потом планктотрофная дилеврула приобрела в разных классах разное строение. После перехода к прикрепленному образу жизни, который произошел независимо от такового Pterobranchia (о чем свидетельствует тот факт, что личинка *Rhabdopleura* прикрепляется задним концом, а личинки Морских звезд и Лилий — передним концом), и выработки у взрослых животных радиальной симметрии метаморфоз сильно усложнился; сначала он более полно отражал филогенез, потом приобрел современный укороченный характер.

Перестройка внутренней организации затрагивала и пищеварительную систему, почему во время метаморфоза питание прекращалось. По всей вероятности, все эти морфогенетические процессы сначала происходили только после прикрепления, но потом подготовка к метаморфозу стала происходить еще во время плавания личинки. Так возникла пелагическая непитающаяся стадия куколки, у которой ставший ненужным питающий ресничный аппарат замещается новым, состоящим из нескольких ресничных колец, лучше приспособленных для выполнения локомоторной функции.

Таким образом, постэмбриональное развитие Echinodermata первоначально включало в себя стадии планктотрофной личинки типа дилеврулы и бочонковидной куколки, а также прикрепленную стадию, но у современных представителей этого типа оно сокращено за счет выпадения некоторых стадий. Так, из развития Holothurioidae выпала прикрепленная стадия, а у некоторых видов и аурикулярия, так что из яйца стала выходить левитотрофная долиолярия. В развитии Stolidoea сохранилась длительная прикрепленная стадия, но отсутствует планктотрофная личинка.

Постэмбриональное развитие Ophiuroidea представлено двумя вариантами — с планктотрофным офиоплутеусом, но без стадии куколки (обе эти стадии в одном онтогенезе встречаются лишь как редкое исключение), или с левитотрофной личинкой, похожей либо на плутеуса, либо на долиолярию; метаморфоз протекает без прикрепления. Такие же два варианта развития наблюдаются у Echinoidea, но левитотрофные личинки ресничных полсков не имеют; прикрепленной стадии нет.

У Asteroidea представлены три варианта постэмбрионального развития. Прimitивный для этого класса вариант включает в себя планктотрофные стадии бипиннарии и брахиотарии, стадии куколки нет, метаморфоз происходит в прикрепленном состоянии. Во 2-м варианте стадия брахиотарии и прикрепление отсутствуют. При 3-м варианте имеется только левитотрофная личинка, иногда снабженная прикрепительным диском и брахиолами, а иногда нет; соответственно и метаморфоз может проходить с прикреплением или без него.

Эволюционные и онтогенетические отношения между основными личиночными формами Hemichordata и Echinodermata показаны на рис. 172.

Личинки Tentaculata

В типе Tentaculata представлены своеобразные личинки, которые не могут быть безоговорочно отнесены ни к трохофорному типу, ни к типу дилеврулы. При этом в разных классах личинки так мало похожи друг на друга, что дать им общую характеристику трудно.

Phoronida

Для Форонид характерна личинка, известная под названием актинотрохи (рис. 173, А). Для понимания морфологической природы этой личинки необходимо познакомиться и с более ранними стадиями развития. У большинства Форонид

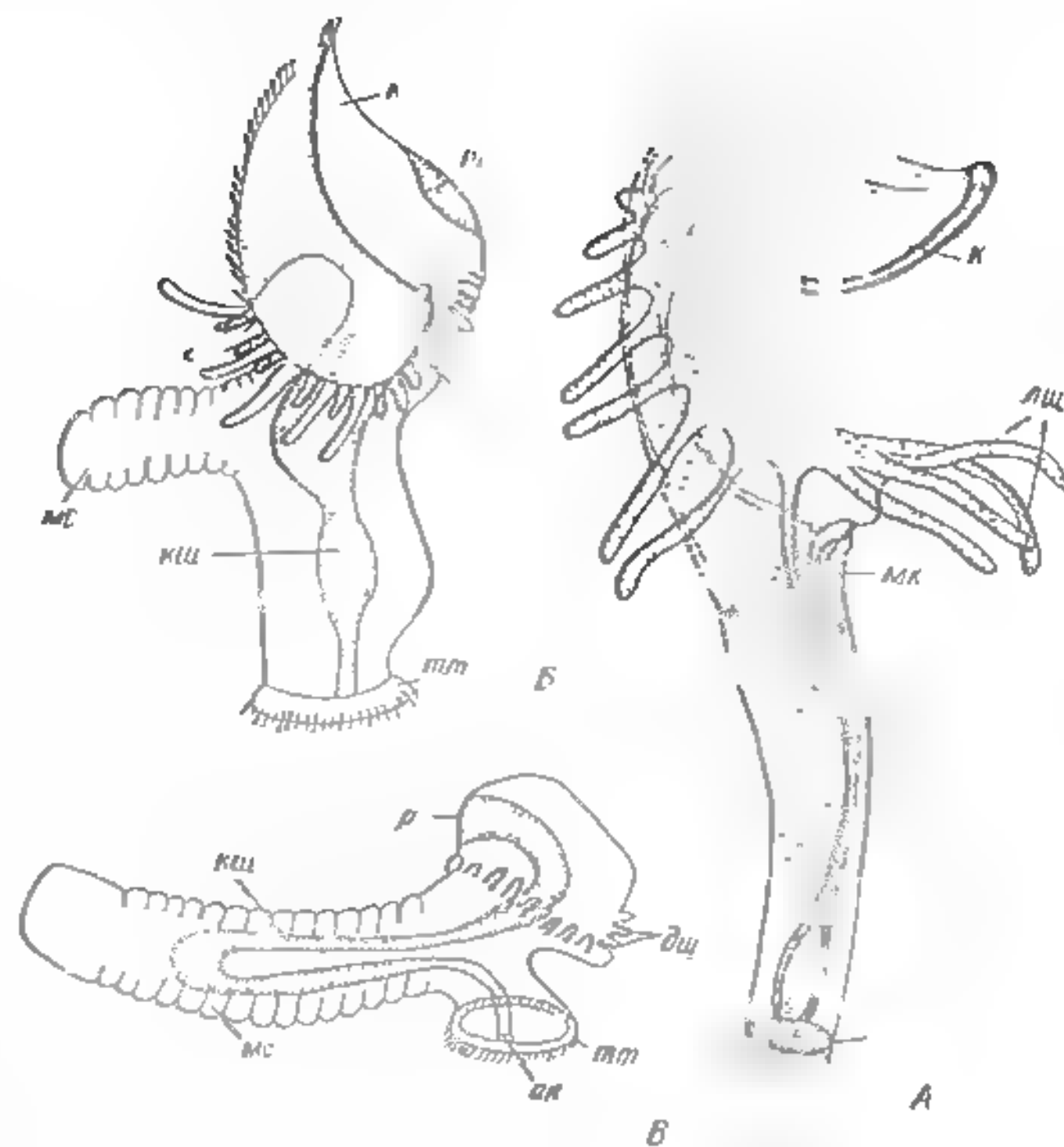


Рис. 173. Метаморфоз Phoronida.

А — *Actinotrocha branchiata* (по: Selys-Longchamps, 1907), Б и В — две стадии метаморфоз (по: Korschelt, Heider, 1936), ан — анус, дщ — дефинитивные щупальца, к — капюшон, киш — кишечник, лич — личиночные щупальца, мк — метасомальный карман, мс — метасома, р — рот, то — телотрох, орган, тт — телотрох.

дробление приближается к радиальному типу, гастрюляция происходит путем инвагинации, бластопор принимает щелевидную форму и замыкается, начиная с заднего конца, а его остаток превращается в ротовое отверстие. Из передней и вентrolатеральной части архентерона выселяются клетки мезодермы, из которых образуются стенки целомических мешков (Zimmer, 1980). Эмиг (Emig, 1974, 1977) рассматривает такой тип обособления мезодермы как вариант энтероцельного; во всяком случае, ничего даже отдаленно напоминающего телобластический способ развития мезодермы нет.

У видов с небольшим содержанием желтка (например, у *Phoronis architecta* и *Phoronopsis viridis*) из яйцевой оболочки выходит ресничная бластула с пучком длинных ресничек на апикальном полюсе, которая постепенно преобразуется в актинотроху. Из-за эксцентрического замыкания бластолора и более интенсивного размножения клеток по дорсальному меридиану ротовое отверстие оказывается на брюшной стороне и образуется значительный поперечный отдел тела (рис. 87).

Затем путем разрастания предротовой части личинки образуется предротовая лопасть (эпистом, или „капюшон“), которая козырьком нависает над ротовым отверстием. По брюшному краю эпистома проходит кайма длинных ресничек, которая, по-видимому, служит главным образом для создания тока воды в сторону ротового отверстия. На макушке располагается апикальный орган; иногда (у *Actinotrocha branchiata*, — по: Herrmann, 1979) центральное его имеется чувствительный сосочек, или

грушевидный орган, играющий роль при выборе места для прикрепления, но не гомологичный одноименному органу Мшанок (см. ниже), так как он располагается не на оральной поверхности тела, а на аборальной.

На брюшной стороне личинки позади рта образуется подковообразное утолщение эктодермы, концы которого направлены косо вперед и к спинной стороне. На этом валике развиваются покрытые ресничками щупальца, участвующие в процессе питания. На заднем конце личинки прорывается анальное отверстие и образуется периаанальное ресничное кольцо — телотрох, которое является основным локомоторным органом. Весь покровный эпителий актинотрохи состоит из одоресничных клеток, которые образуют сгущения в виде ресничных лент по краю капюшона и на щупальцах, а также телотрох на заднем конце. По наблюдениям Лакалли (Lacalli, 1990), эффективные удары ресничек почти по всей поверхности тела направлены назад и только в околоротовой впадине реснички гонят воду к ротовому отверстию. Реснички телотроха объединены в синцилии, в их работе наблюдается дексинотропный метасинхронизм (Hay-Schmidt, 1989).

В кишечнике актинотрохи различается пищевод, расширенный желудок и тонкая кишка. Из выпячиваний эктодермы на заднем конце образуется лара протонефридиев с соленокитами, тонкая структура которых описана Хей-Шмидтом (Hay-Schmidt, 1987). На этой стадии уже имеется целом, разделенный на три части, соответствующие эпистому, щупальцевому и туловищному отделам (прото-, мезо- и метацили).

Нервная система актинотрохи изучена Незлиным (1988), Хей-Шмидтом (Hay-Schmidt, 1989) и Лакалли (Lacalli, 1990). Эти описания различаются лишь во второстепенных деталях. Вся нервная система занимает интраэпителиальное положение. У личинки *Phoronis muelleri* (по: Hay-Schmidt, 1989) она состоит из апикального ганглия, нерва, проходящего по краю эпистома, нервного кольца у основания щупалец и нервного кольца под телотрохом. От апикального ганглия отходят нервы, соединяющиеся с нервом эпистома, и два дорсальных нерва, соединяющихся с нервным кольцом щупалец. По фронтальной поверхности каждого щупальца проходят три нерва, которые связаны с нервным кольцом, но продолжают дальше вперед и, соединившись в пучки, проходят через ротовое отверстие в лицевод. На щупальцах двумя рядами располагаются чувствительные клетки, предположительно — механорецепторы. Кроме того, имеется более нежная нервная сеть, через которую осуществляется связь апикального ганглия с кольцом телотроха. Своеобразная особенность нервной системы актинотрохи состоит в том, что клеточные элементы содержатся только в апикальном ганглии, но не в периферических нервах (Hay-Schmidt, 1989; Lacalli, 1990).

Актинотроха — планктотрофная личинка, она собирает пищевые частицы с помощью покрывающих щупальца ресничек, которые функционируют как „collecting system“ (Strathmann, 1973) и подгоняют воду к оральному ресничному полю, расположенному на брюшной стороне мезосомы, непосредственно позади рта. Актинотроха плавает 2–3 недели, после чего опускается на дно и прорывает весьма своеобразный метаморфоз. Еще во время пелагической жизни на брюшной стороне личинки позади щупалец образуется глубокое впячивание кожных покровов — брюшной (или метасомальный) карман. Во время метаморфоза брюшной карман выворачивается наружу и прикрепляется дистальным концом к субстрату (рис. 173, Б, В). Затем в него втягивается средняя часть кишки, принимающая петлеобразную форму. Передний и задний концы личинки сближаются на апикальном конце, образуя форму. Передний и задний концы личинки сближаются на апикальном конце, образуя форму. Передний и задний концы личинки сближаются на апикальном конце, образуя форму. При этом наблюдаются значительные некротические явления, захватывающие все. При этом наблюдаются значительные некротические явления, захватывающие все. При этом наблюдаются значительные некротические явления, захватывающие все. Остатки капюшона, телотрох, часть кожных покровов спинной стороны личинки. Остатки капюшона превращаются в дефинитивный эпистом (Zimmer, 1978). Личиночные щупальца превращаются в дефинитивный эпистом (Zimmer, 1964; Emig, 1973), а иногда переходят в организацию взрослого животного (Zimmer, 1964; Emig, 1973), но чаще тоже дегенерируют и заменяются дефинитивными. Прямой тип развития

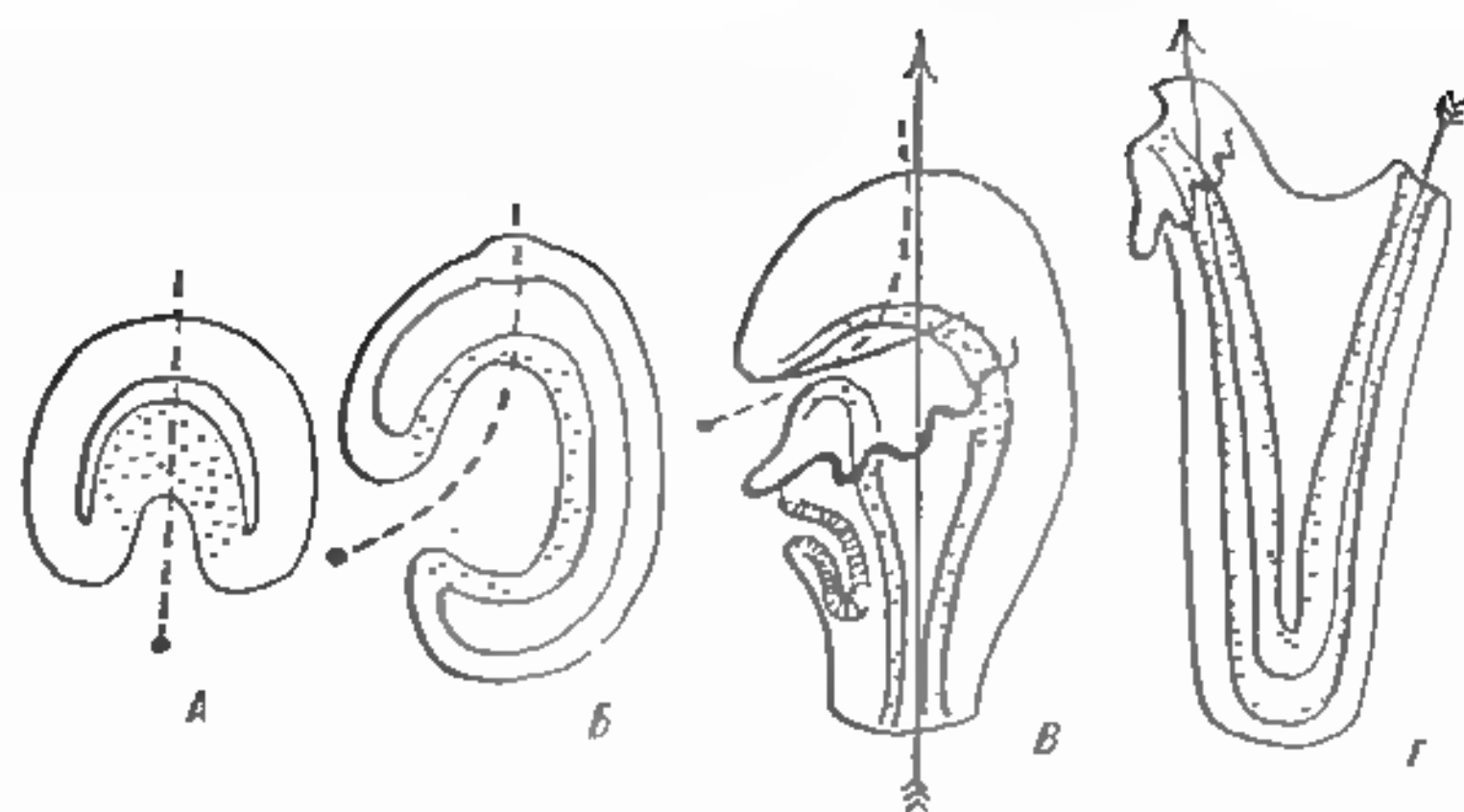


Рис. 174. Изменения проморфологических отношений во время метаморфоза *Phoronis* (по: Иванова-Казас, 1986б).

A–D — последовательные стадии развития. Прерывистая линия — анимально-вегетативная ось, стрелки — переднезадняя ось личинки.

щупальцевого аппарата несомненно является более примитивным. Кожные покровы взрослого животного формируются в основном из стенок метасомального кармана. Метаморфоз имеет „катастрофический” характер и завершается за 15–20 мин. Механизмы этих бурных морфогенетических процессов остаются неизвестными.

В развитии Форонид происходит любопытная смена проморфологических отношений. Во время превращения гастролы в личинку blastopore смещается на брюшную сторону, что приводит к искривлению первичной анимально-вегетативной оси (рис. 174). У актинотрохи возникает новая переднезадняя ось, а после прикрепления эта ось складывается вдвое и возникает апикобазальная ось. Все три оси совпадают только в области бывшего анимального полюса.

От развития большинства Форонид отличается развитие *Phoronis ovalis*, у которого гастрол превращается в равномерно покрытую ресничками лецитотрофную личинку (Silén, 1954). На переднем конце этой личинки имеется дугообразная складка, возможно, соответствующая капюшону, а на брюшной стороне сзади — бугорок с анальным отверстием на конце, который превращается в заднее продолжение тела. Прикрепление осуществляется всей брюшной поверхностью. Последующие процессы развития остались неизученными. По-видимому, эта личинка, утратившая пеллагическую стадию, соответствует недоразвитой актинотрохе.

Многие зоологи, начиная с Гатчека (Hatschek, 1888–1891; Korschelt, Heider, 1893; Dawydoff, Grassé, 1959; Hymen, 1959; Hermann, 1980; Salvini-Plawen, 1980b) считают актинотроху видоизмененной трохофорой. При этом ресничная оторочка капюшона сравнивается с прототрохом, а щупальцевый аппарат рассматривается как производное метатроха. Мак Брайд (Mac Bride, 1914a) сближает Форонид с Сипункулидами и отмечает, что у них наблюдается „пример выпадения промежуточной стадии между трохофорой и взрослым животным” (с. 385), так как вместо постепенного разрастания вентральной части личинки, приводящей у Сипункулид к сближению рта и ануса, у Форонид образуется вливающийся внутрь брюшной карман, после выворачивания которого быстро происходит метаморфоз. Эта идея справедлива в том отношении, что метаморфоз, осуществляемый путем выворачивания метасомального кармана (подобно метаморфозу энтоларвы), не может считаться примитивным.

Сальвини-Плавен (Salvini-Plawen, 1980b) выводит актинотроху из трохофоры,

находящейся на „проаннелидном” уровне, у которой эписфера превратилась в капюшон, а метатрох получил особенно сильное развитие из-за того, что стал совмещать трофическую функцию с локомоторной.

Беклемышев (1964a) признает сходство актинотрохи с трохофорой, но из-за различий в ходе дробления и способе образования мезодермы не считает возможным относить Форонид к Трохофорным животным и создает для них (и Мшанок) особый надтип Actinotrochozoa.

Лакалли (Lacalli, 1990) выводит актинотроху из примитивной личинки *Spiralia* вроде мюллеровской. По его предположению, ресничная лента мюллеровской личинки частично редуцировалась, а из ее остатков образовались оторочка капюшона и, возможно, телотрох. Тентакулярную ресничную ленту (как и сами щупальца) Лакалли считает дефинитивным органом, который стал развиваться и функционировать еще у личинки.

По мнению Зивинга (Siewing, 1974), актинотроха существенно отличается от трохофоры только расчленением целома (мезодермальные полоски *Spiralia* он считает гомологичными метацелю), но, исходя из развиваемой ны архицеломатной теории, полагает, что более примитивные отношения представлены именно у актинотрохи. Последняя, по Зивингу, занимает промежуточное место между трохофорой и личинками Hemichordata и Echinodermata (т. е. диплеврулой).

Близость актинотрохи к диплевруле (точнее — торнарии) еще раньше отмечал Мастерман (Masterman, 1900). Он указывал на сходство между Форонидами и Кишечнодышащими в процессах дробления и гастрюляции (не придавая большого значения различиям в судьбе бластовора), а также в наличии у личинок целомических мешков, из которых передний образуется (по его мнению) энтероцельным способом. Ресничную оторочку капюшона и покрытые ресничными щупальцами актинотрохи Мастерман считал производными единого „архитроха” (околоротового ресничного шнура) диплеврулы; у актинотрохи и торнарии имеются сходные аликальные органы и перианальные ресничные кольца. Кроме того, Мастерман описал у актинотрохи *Phoronis buskii* хордоподобные структуры в стенках желудка.

Недавно за сближение актинотрохи с торнарией решительно высказался Нильсен (Nielsen, 1985). Как уже сообщалось, из выдвинутой им вместе с Норревантом теории Трохел следует, что на филогенетической стадии Торнеи blastopore превратился в анус и вместе с археотрохом сохранил свое первоначальное положение на заднем конце, а за счет одного из гастральных каналов развился вторичный рот, вокруг которого возник новый ресничный аппарат — неотрох, имеющий форму орального поля, ограниченного ресничным шнуром. По Нильсену, археотрох представлен у актинотрохи телотрохом, а неотрох — ресничной каймой капюшона и ресничными щупальцами.

С этими представлениями вполне согласуется строение ресничных клеток на щупальцах актинотрохи и их работа по типу „upstream collecting system”; можно согласиться и с тем, что эти черты организации актинотрохи свидетельствуют против ее выведения из трохофоры, но они не достаточны для ее сближения с торнарией. Последнее невозможно из-за того, что у Форонид первичный рот становится дефинитивным и потому, по Нильсену, подле него должен находиться не неотрох, а археотрох; соответственно и телотрох актинотрохи, окружающий анальное отверстие, которое не имеет никакого отношения к blastopore, не может быть гомологом археотроха. Черты сходства актинотрохи с торнарией следует, очевидно, считать результатом конвергенции. К этому можно добавить, что актинотроха (и развитие *Tentaculata* вообще) является камнем преткновения не только для теории Трохел, но и для других теорий, принимающих раннее разделение Bilateria на Proto- и Deuterostomia.

Попытаемся еще раз сравнить особенности развития и строения актинотрохи с таковыми трохофоры и торнарии.

1. По характеру дробления Форониды стоят ближе к Полухордовым; в большинстве случаев оно протекает по радиальному типу, который может быть выведен из очень примитивного неспециализированного и недетерминированного спирального дробления, еще сохранившегося у *Phoronopsis viridis*, но не „типичного” спирального дробления Трохофорных животных.

2. По типу гастрюляции, способу замыкания бластопора и его последующей судьбе Форониды мало отличаются от Полихет и Моллюсков, но мезодерма образуется у них путем выселения клеток из стенки первичной кишки, преимущественно из ее передней и боковых частей. Несколько схематизируя положение вещей, можно сказать, что мезодерма происходит из квадрантов *A*, *B* и *C*, а не *D*, как у Трохофорных животных. Такой способ образования мезодермы может рассматриваться как эволюционный предшественник энтероцельного способа (переход от иммиграции через деламинацию к энтероцелии можно наблюдать у разных представителей *Brachioroda*, — Малахов, 1976б).

3. Строхофорой сближает актинотроху наличие протонефридиев.

4. В проморфологическом отношении актинотроха близка к трохофоре и резко отличается от личинок типа диплеврулы, у которых из-за образования вторичного рта выработалась вторичная протаксония (см. ниже). По этому признаку актинотроха проявляет более примитивные отношения, чем торнария.

5. Из ресничных образований апикальный орган присущ всем трем сравниваемым личинкам, поэтому главный интерес представляют ресничная кайма капюшона и личиночные щупальца. Сторонники трохофорной природы актинотрохи гомологизируют их с прото- и метатрохом, но, как отмечает Нильсен, они больше напоминают ресничные органы торнарии. Однако самое вероятное, что щупальца актинотрохи есть просто зачатки дефинитивных щупальцев, хотя при метаморфозе часто происходит их замещение новыми (подобные процессы встречаются и у других животных и играют особенно большую роль при метаморфозе Насекомых).

6. Метасомальный карман (из-за которого Старобогатов (1979) склонен относить актинотроху к категории эндоларвы) имеет своих аналогов как у трохофорных личинок (например, туловищный зачаток у *Polygordius*), так и у личинок типа диплеврулы (заклученный в амниогической полости имагинальный диск эхиноплютеусов). Сходство этих образований имеет бесспорно конвергентный характер.

Таким образом, актинотроха по одним признакам стоит ближе к трохофоре, а по другим — к диплевруле. По-видимому, это самобытная личиночная форма, развившаяся из более простой личинки со слабо дифференцированным ресничным покровом, а присущие ей черты сходства с трохофорой и торнарией являются следствием конвергенции. Можно предположить, что первоначально личинки Форонид еще не имели щупалец, а их метаморфоз имел эволютивный характер. Прикрепление осуществлялось с помощью расположенного на брюшной стороне недалеко от заднего конца небольшого наружного придатка, который лишь позднее стал более объемистым, приобрел значение зачатка большей части кожных покровов и стал впячиваться внутрь в виде метасомального кармана. Это впячивание могло быть обусловлено тем, что при длительной пелагической жизни торчащий под прямым углом к остальному телу придаток создавал известные неудобства; кроме того, это сделало возможным быстрый переход от личиночной организации к дефинитивной (как у личинок типа эндоларвы).

Bryozoa

Класс Bryozoa делится на подклассы *Phylactolaemata* — Пресноводные мшанки — и *Gymnolaemata* — Морские мшанки (среди которых есть и пресноводные виды). Хотя в строении *Phylactolaemata* сохранилось больше примитивных черт, их онтогенез подвергся более значительным вторичным изменениям.

Для понимания постэмбрионального развития Мшанок необходимо вспомнить некоторые особенности их организации и эмбриогенеза. Мшанки — колонизаторные животные; тело каждого зооида подразделяется на цистид (базальную неподвижную часть) и полипид, который может вытягиваться в цистид. К полипиду относятся лофофор с щупальцами, петлеобразный кишечник и нервный ганглий. Полипид периодически подвергается дегенерации, после чего восстанавливается за счет цистид; в стенках цистид закладываются также наружные почки.

Среди Мшанок есть яйцекладущие и живородящие виды; в последнем случае нередко возникают плацентоподобные структуры, обеспечивающие питание и рост зародышей, а также полизмбриония у Круглоротых мшанок. Дробление яиц у разных видов протекает по-разному, гастрюляция осуществляется путем погружения в бластоцель нескольких вегетативных клеток, дающих начало мезентодерме, которая позднее дифференцируется на энто- и мезодерму. Если же личинки не имеют кишечника, то в этом случае все внутренние клетки имеют характер мезодермы. Иногда (например, у *Bugula flabellata*) еще на стадии гастрюлы из эктодермы выделяется кольцо из 32 крупных клеток — зачаток короны (Cottea, 1948).

Личинки Мшанок довольно разнообразны. На основании топографических различий между специализированными участками личиночного эпидермиса д'Онгт (Poulet, 1977a, 1977b, 1977c) только в подклассе *Gymnolaemata* различает девять типов личинок, но не высказывает никаких суждений об их эволюции (такая дробная классификация личинок понадобилась ему для того, чтобы увязать их типы с систематикой Мшанок). Еще одну классификацию личинок предлагают Циммер и Вувнакот (Zimmer, Woollacott, 1977a). Они различают снабженные раковиной личинки типа цифонаута и безраковинные „коронатные” личинки (coronate larvae; последнее название нельзя считать удачным, так как корона имеется и у цифонаута). Безраковинных личинок по ширине и положению короны и другим анатомическим признакам эти авторы подразделяют еще на несколько категорий. Однако для наших целей достаточно различать у *Gymnolaemata* 3 типа личинок: цифонаут, безраковинные личинки, а среди последних личинки *Cyclostomata*; личинки Мшанок из подкласса *Phylactolaemata* составляют особую группу.

Основной и относительно примитивной личиночной формой считается цифонаут, который был сначала описан как Коловратка *Cypholutes compressa* (Ehrenberg, 1831). Цифонаут имеет форму сплюсненного с боков конуса, заключенного в двустворчатую раковину (рис. 175, А). Раковина выделяется эпителием аборальной части личинки (мантией). На вершине конуса располагается апикальный (аборальный) орган. У основания конуса (под краем раковины) проходит кольцо длинных локомоторных ресничек — корона, которую часто сравнивают с прототрохом. Ограниченная короной аборальная поверхность образует вогнутость, которую называют мантийной, вестибулярной, или атриальной.

В аборальном органе цифонаута *Membranipora membranacea* (по: Stricker, 1988; Stricker et al., 1988a) различается центральная группа из 5–15 биполярных нейронов, нижние концы которых связаны с нервным сплетением, лежащим над базальной мембраной; некоторые из этих нейронов имеют ло ресничке и являются, по-видимому, чувствительными клетками. Вокруг них располагаются недифференцированные эпителиальные клетки и двойное кольцо однересничных клеток. В аборальном органе содержатся также миеоцитоплазматические клетки с поперечно исчерченными миеофибриллами.

Корона состоит из двух рядов мультицилиарных клеток, к которым снаружи примыкает один ряд моноцилиарных клеток (рис. 175, Б). Снаружи и изнутри от ресничных клеток проходит по одному ряду миеоцитоплазматических клеток, причем в наружном ряду миеофибриллы ориентированы параллельно короне, а во внутреннем — в направлении апикобазальной оси клетки. У основания внутренних миеоцитоплазматических клеток снаружи от базальной мембраны проходит нервное кольцо.

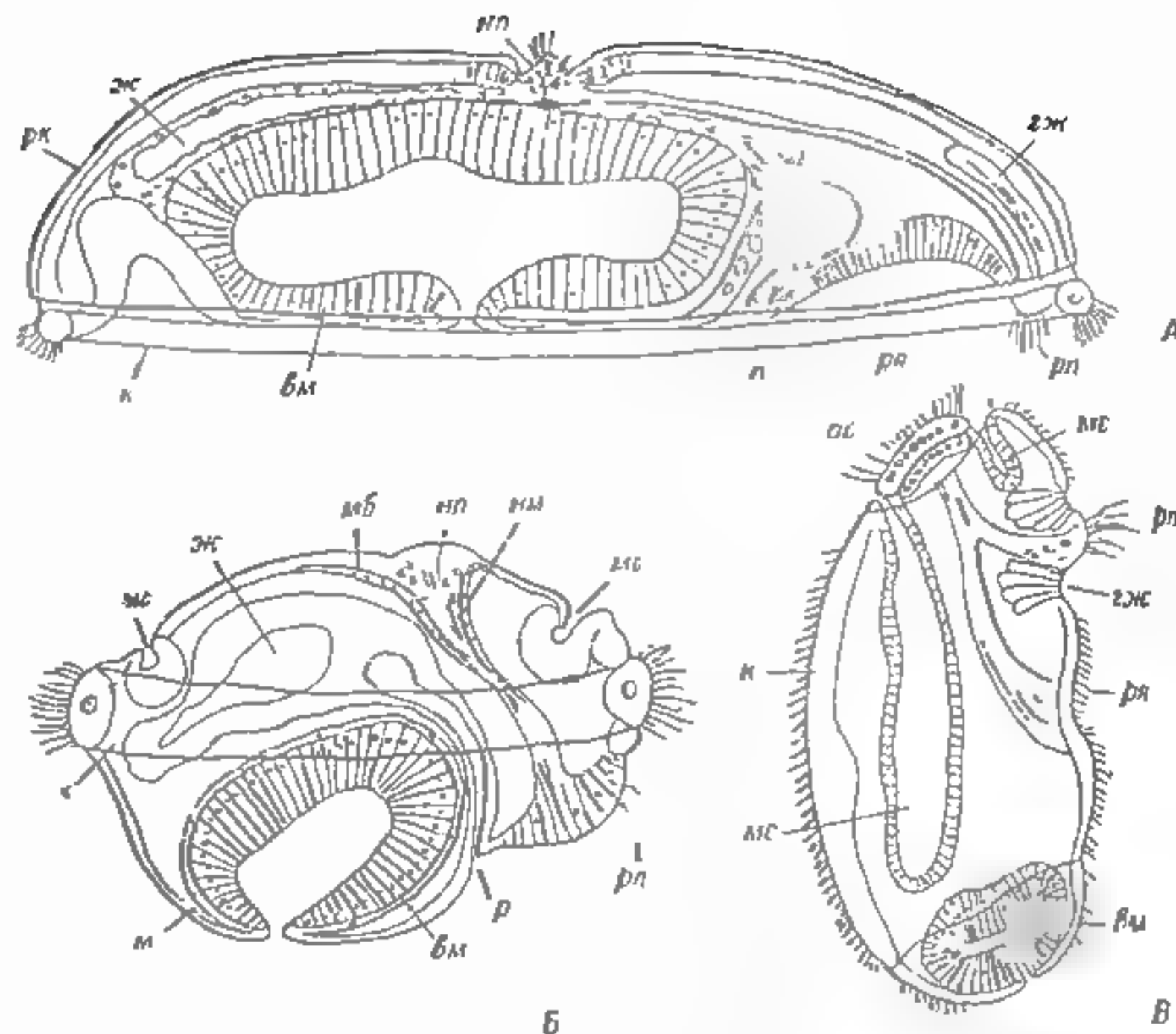


Рис. 176. Личинки Gymnolaemata (по: Zimmer, Woollacott, 1977a).

А — *Flustrellidra hispida*, Б — *Atcyonidium polyorum*, В — *Bowerbankia pustulosa*. ад — абсорбальный диск, ем — внутренний мешок, жж — железы грушевидного органа, ж — желудок, к — корона, м — мезодерма, мб — мезодермальная бластема, мс — мантийная складка, пл — нервно-мускульный пучок, нп — нервная пластинка, л — зачаток пищевода, р — рот, рк — раковина, рп — ресничный пучок грушевидного органа, ря — ресничная ямка грушевидного органа.

тый цифонаут, еще не имеющий раковины, внутреннего мешка и грушевидного органа, которые развиваются уже во время постэмбрионального развития (Prouho, 1892).

Двустворчатая раковина имеется также у личинки *Flustrellidra hispida* (рис. 176, А), которая отличается от тиличного цифонаута тем, что ее тело вытянуто в передне-заднем направлении и не сплюснуто с боков; это лецитотрофная личинка, ее кишечник недоразвит, не сообщается с внешней средой и превращен во выстилку запасных питательных веществ (Prouho, 1890; Pace, 1906). Плавают эта личинка недолго. Д'Ондр (Hondt, 1977a, 1977c) называет ее псевдоцифонаутом; он различает также „несовершенных“ цифонаутов (*cyphonautes imperfecti*), имеющих сходное строение, но лишенных раковины (у *Triticella coreni*, *Bulbella abscondita* и др.).

Метаморфоз начинается с того, что цифонаут опускается на дно и начинает ползать на своей оральной поверхности, выпятив вперед грушевидный орган, длинные реснички которого совершают ощупывающие субстрат движения (Kupelkieser, 1906), а его железы выделяют слизь, которая помогает личинке скользить по субстрату (Stricker, 1988). После этого железы внутреннего мешка выделяют секрет, который служит для прикрепления личинки. Сама личинка принимает сферическую форму, так как из-за сокращения медианных мышц грушевидный орган втягивается внутрь, а латеральные мышцы вытягивают корону. Края покровного эпителия над и под короной срастаются, вследствие чего корона оказывается внутри кольцеобразной полости.

Одновременно происходит выворачивание метасомального мешка, из его дна и боковых стенок образуется базальный эпителий. Затем личинка расплывается по субстрату; при этом передние края створок раковины накладываются одна на другую, а задние края раздвигаются; позднее раковина отбрасывается. Все эти внешние изменения завершаются за 5–10 с после начала метаморфоза (Stricker, 1988).

Оказавшиеся внутри личиночные органы и кишечник цифонаута подвергаются гистолиту при активном участии фагоцитов (рис. 177). Личинка превращается в эпидермальный мешок, внутри которого находятся продукты гистолита и недифференцированные мезодермальные клетки. Эту стадию называют преанцеструлой; по существу это цистид, в котором начинается развитие полипида.

По данным Пруо (Prouho, 1890), зачаток полипида формируется у *Flustrellidra* на месте втянувшегося внутрь абсорбального органа из окружающей его утолщенной эктодермы и подстилающего слоя мезодермы. Из этого зачатка развиваются не только стенки полипида, во и весь его пищеварительный канал. У некоторых видов *Membranipora* на первичном цистиде формируется сразу два полипида (Atkins, 1955a).

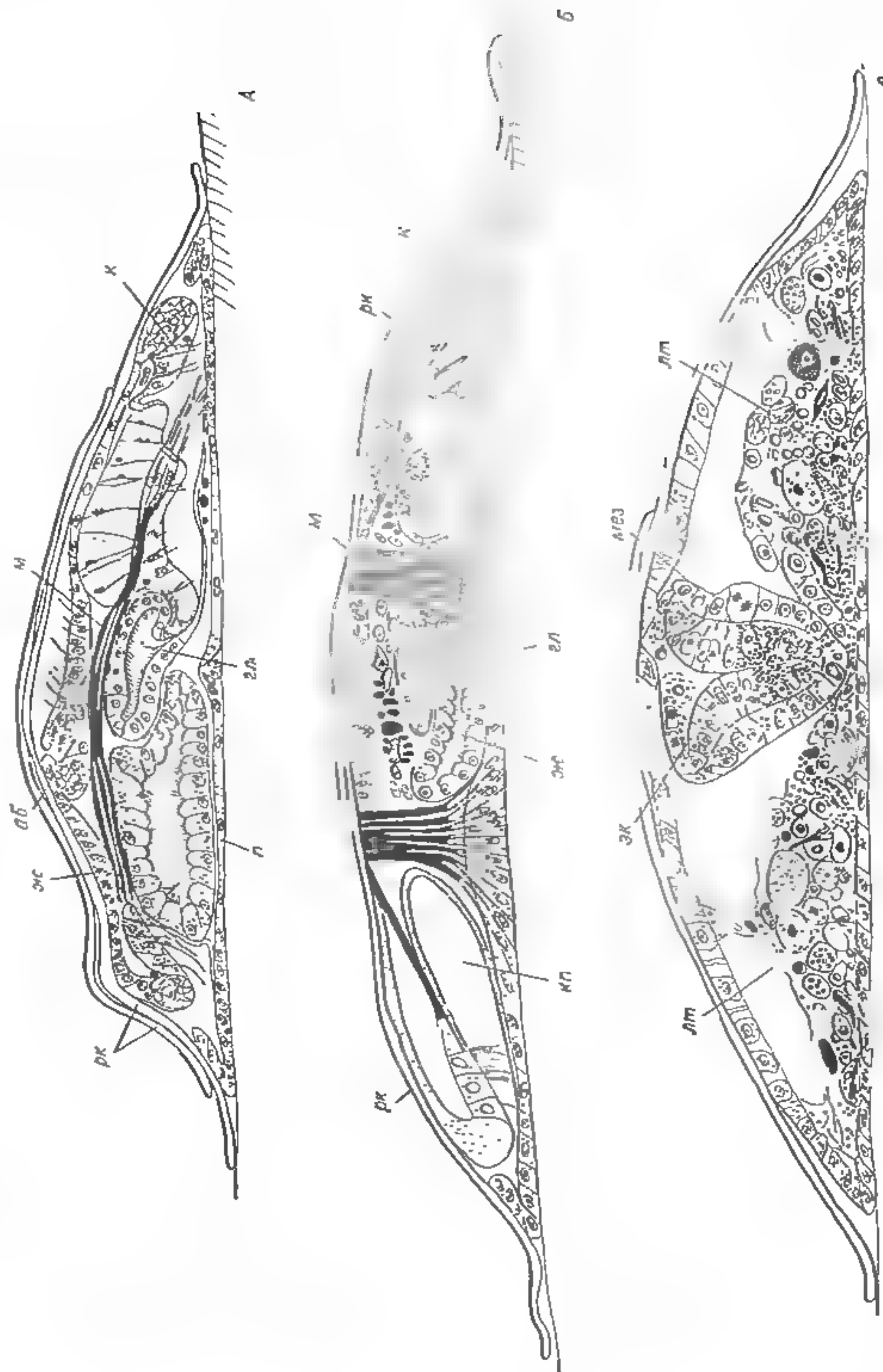
После образования полипида получается анцеструла — функционирующий первичный зоонд, который путем почкования дает начало колонии.

Развитие анцеструлы из преанцеструлы следует трактовать не как обычный метаморфоз, а как первый акт бесполого размножения (Nielsen, 1971, 1977; Jägersten, 1972; Иванова-Казас, 1977b); именно этим объясняется тот на первый взгляд противоречащий теории зародышевых листков факт, что 1-й полипид формируется без участия энтодермы. Поколение оозоидов представлено у *Gymnolaemata* личинкой и преанцеструлой, а анцеструла — это уже первое поколение бластоозоидов. Раннее почкование, из-за которого личинка погибает, не завершив метаморфоз, свойственно некоторым *Kamptozoa*, является у Мшанок правилом без исключений. Если бы среди Мшанок сохранилось хоть несколько видов с нормальным метаморфозом, это значительно облегчило бы сравнение их онтогенеза и с таковыми других *Tentaculata*.

У живородящих *Gymnolaemata* (которые составляют большинство) представлены безраковинные лецитотрофные личинки с непродолжительным пелагическим периодом, которым можно дать общую характеристику. Поскольку эти личинки не питаются, атриальной впадины у них нет, а кишечник находится в рудиментарном состоянии или отсутствует. Форма тела приближается к сферической, но иногда бывает несколько уплощена или вытянута по абсорбально-оральной оси (рис. 176, Б, В). Корона состоит только из одного ряда клеток, но иногда эти клетки так сильно вытянуты в меридиональном направлении, что области неспециализированного абсорбального и орального эпителия сильно сокращены. Кожный эпителий часто образует вокруг абсорбального органа более или менее глубокую кольцевую бороздку — паллеальный синус. Эпителий синуса гомологичен той части абсорбального эпителия цифонаута, которая выделяет раковину (Zimmer, Woollacott, 1977a). У личинки *Bulbella abscondita* паллеальной бороздки нет.

Абсорбальный орган в простейшем случае (например, у *Bulbella*) представлен небольшим утолщением эпителия с пучком коротких ресничек, но часто приобретает форму обособленного диска, в состав которого входят разнообразные клеточные элементы (см. ниже). Сложное строение обычно имеет и грушевидный орган. Внутренний мешок всегда хорошо развит. Под это описание не подходят лишь личинки Круторотых мшанок (*Cyclosiomata*), у которых абсорбальный и грушевидный органы отсутствуют (эти личинки будут рассмотрены отдельно).

Очень хорошо изучены строение и метаморфоз личинки *Bugula neritina* (Woollacott, Zimmer, 1971; Reed et al., 1988), которая одновременно упрощена (всякие следы кишечника у нее отсутствуют) и высокоспециализирована. Она имеет бочонковидную форму. На анимальном полюсе находится абсорбальный диск, состоящий из нервных, ресничных и пигментных клеток, а также из двух слоев слабо дифференцированных



клеток: верхней эпидермальной и нижней мезодермальной бластемы (рис. 178, А). От расположенной в центре аборального диска нервной пластинки отходит нерв, дающий ответвления к короне, грушевидному органу и внутреннему мешку. Чувствительные ресничные и пигментные клетки располагаются поверх эпидермальной бластемы радиальными группами.

Из эпидермальной и мезодермальной бластем во время метаморфоза развиваются соответствующие части полипида анцеструлы (но происхождение самой мезодермальной бластемы неизвестно). Циммер и Вуплакотт (Zimmer, Woollacott, 1977a, 1977b) полагают, что такие же две бластемы имеются и у других личинок *Cyrtolasmata* (кроме *Cyclostomata*), но у цифонаута они выражены неясно. По мнению Стрикера с соавт. (Stricker et al., 1988a), у цифонаута *Membranipora* этим бластемам соответствуют недифференцированные клетки аборального органа и скопление мезодермальных клеток под ним. Существование четко оформленных бластем (напоминающих имажинальные диски (Насекомых)) является бесспорным признаком специализации.

Ниже неглубокой паллеальной бороздки располагается корона, которая у *Bugula* покрывает большую часть поверхности личинки. Она состоит приблизительно из 300 расположенных в один ряд и сильно вытянутых в меридиональном направлении клеток, несущих многочисленные короткие реснички. Между клетками короны располагаются чувствительные интеркоронарные клетки и две пигментные ямки, являющиеся, возможно, светочувствительными органами.

Спереди корона прерывается из-за вклинивающегося в нее грушевидного органа; он имеет форму щелевидной ресничной ямки, из которой торчит пучок более длинных чувствительных ресничек и в которую открываются протоки одноклеточных слизистых желез.

Метасомальный мешок занимает почти всю нижнюю половину личинки; у *Bugula* из железистых клеток состоит не только его шейка, но и крыша. Внутри личинки находятся также нервный плексус (под грушевидным органом), мышечные пучки и мезенхимные клетки. Перед прикреплением личинка некоторое время ползает; при этом она обращена грушевидным органом к субстрату. Затем начинается выворачивание внутреннего мешка. Секрет шейки служит для первого прикрепления, потом он распространяется по всей поверхности личинки и образует пелликулу, под которой происходит метаморфоз (еще один признак специализации). Окончательное прикрепление осуществляется с помощью секрета желез крыши внутреннего мешка.

Сложную мозаику из специализированных клеточных элементов представляет эпидермис личинки *Watersipora arcuata*. Аборальный диск включает в себя подковообразную нервную пластинку, состоящую из 15 клеток, часть которых несет во одной ресничке. Вокруг нервной пластинки располагается около 40 радиально вытянутых ресничек. Вокруг нервной пластинки располагаются около 40 радиально вытянутых ресничек. Вокруг нервной пластинки располагаются около 40 радиально вытянутых ресничек. Вокруг нервной пластинки располагаются около 40 радиально вытянутых ресничек.

Оральная часть эпидермиса личинки *Watersipora* образована определенным

Рис. 177. Метаморфоз *Electra pilosa* (по: Kupelwieser, 1906).

А — только что прикрепившаяся личинка на продольном разрезе, Б — то же на поперечном разрезе, В — более поздняя стадия. об — аборальный орган, гл — глотка, ж — желудок, к — корона, ал — кольцевая полость, лт — личиночные ткани, м — мышцы, мз — мезодермальный листок зачатка полипида, п — прикрепительная пластинка, рк — раковина, эк — эктодермальный листок зачатка полипида.

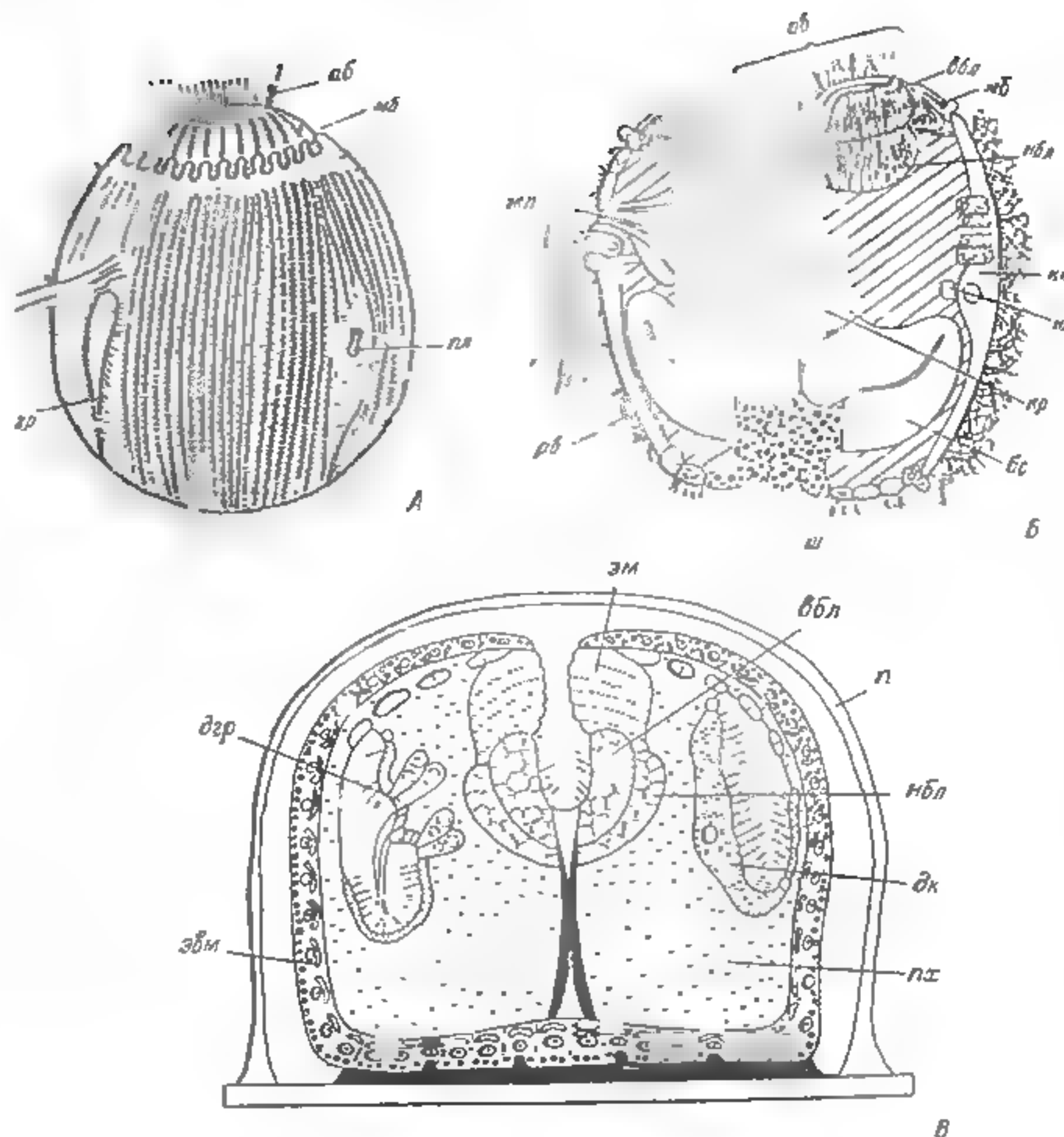


Рис. 178. Личинка и метаморфоз *Bugula neritina*.

образом расположенными крупными двуресничными оральными клетками и мелкими недифференцированными нифракоронарными клетками. Последние располагаются пояском ниже короны (чем и объясняется их название), но частично вклиниваются и между оральными клетками; по-видимому, они принимают участие в гистогенезе анцеструлы. Кроме того, в оральной половине личинки находятся две пары „балансеров” — пучков длинных ресничек, каждый из которых отходит от одной специализированной клетки, и две пары глазных пятен. Глазные пятна лежат среди нифракоронарных клеток и состоят из одной многоресничной чувствительной клетки

Своеобразное строение имеют личинки у Мшзнок из рода *Bowerbankia* (рис. 176, Б). Их тело сильно вытянуто по орально-аборальной оси. На аборальном полюсе находится апикальный диск, на противоположном — внутренний мешок, а во среднем меридиану тянется грушевидный орган. Паллеальная складка слабо развита спереди и очень глубока сзади. У личинки *B. gracilis* в апикальном диске бластемы не различаются, но к внутреннему мешку изнутри примыкает слой недифференцированных клеток, которые представляют зачаток лоплипода; поверх него располагается тонкая сеть мышечных волокон, играющих важную роль в выворачивании внутреннего мешка при метаморфозе.

Нервная система личинки *Bowerbankia* состоит из экваториального нервного кольца с ганглиозным утолщением подле грушевидного органа. От этого ганглия отходят два нервных тяжа к апикальному органу и нервы, направляющиеся к группам чувствительных клеток, расположенных по бокам от грушевидного органа (Reed, 1984, 1988).

У *Bowerbankia gracilis* (как и у *Watersipora*) наблюдается постоянство клеточного состава некоторых личиночных структур. Так, апикальный орган содержит у нее 32 клиновидные клетки, окружающие нервную пластинку; ниже паллеальной бороздки лежат 16 инфралаллеальных и 30–32 супракороларных клеток; внутренний мешок окружен 18 треугольными ресничными клетками. Все эти клетки располагаются однорядными кольцами. На зачатки definitivoных органов (паллеальный эпителий, зачаток полипида, мезенхиму) постоянство клеточного состава не распространяется (Reed, Cloney, 1982).

Во время метаморфоза корона, аборальный и грушевидный органы, а также зона ресничного эпителия на оральном полюсе личинки *Bugula* втягиваются внутрь и подвергаются гистолизу. Окружающая апикальный диск паллеальная бороздка расплывается, нижний край ее эпителия соединяется с краями вывернутого внутреннего мешка (рис. 178, В). Потом паллеальный эпителий начинает сокращаться и подтягивать края внутреннего мешка к аборальному полюсу, после чего вместе с апикальным диском втягивается внутрь. Таким образом, весь эпидермис цистиды образуется за счет боковых стенок и крыши внутреннего мешка (его шейка тоже разрушается), а полипид — из обеих бластем апикального диска. Все эти сложные морфогенетические процессы завершаются у *Bugula* за две минуты и осуществляются благодаря сокращению и расслаблению различных мышц и активности микрофиламентов в клетках паллеального эпителия (Reed, Woollacott, 1983).

У *Bowerbankia* внутренний мешок во время метаморфоза дегенерирует и весь эпидермис цистиды происходит от паллеального эпителия. У большинства *Symplocaemata* полипид развивается, как у цифонаута, из зачатка, расположенного подле аборального органа, но у *Alcyonidium polyoim* — из частей личиночного эпидермиса, лежащих ниже короны, а у *Bowerbankia* — из недифференцированных клеток, тесно прилегающих к внутреннему мешку изнутри (Reed, Cloney, 1982; Reed, 1984). Надо полагать, что во всех этих отношениях более примитивный тип развития представлен у цифонаута.

Гораздо более простое строение имеют личинки Круглоротых мшанок: у них отсутствуют кишечник, грушевидный и аборальный органы; на месте последнего имеется участок эпидермиса, выделяющий кутикулу, который иногда образует впячивание — „маитийную” полость, но по своему участию в процессах метаморфоза лание — „маитийную” полость, но по своему участию в процессах метаморфоза лание — „маитийную” полость, но по своему участию в процессах метаморфоза

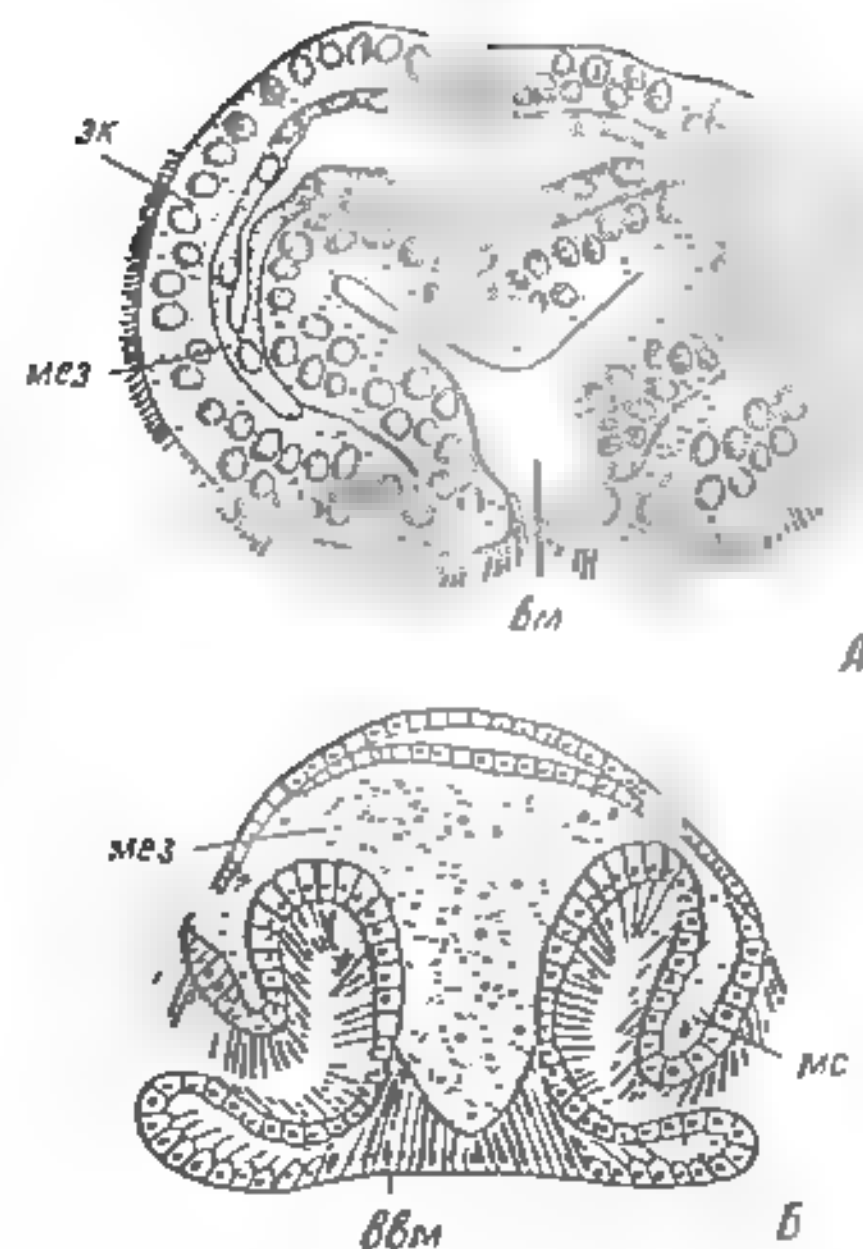


Рис. 179. Метаморфоз Круглоротых мшанок.

А — дрифта *Crisis* (по: Haeckel, 1893), Б — метаморфоз *Tubulipora* (по: Остроумов, 1886–1887). ем — внутренний мешок, вм — вывернувшийся внутренний мешок, мез — мезодерма, мс — мантийная складка, эк — эктодерма.

1977b, 1977c) называет супрапаллеальной тканью, т. е. считает частью эпидермиса (рис. 179). Остальная часть кожных покровов личинки состоит из многочисленных ресничных клеток, в расположении которых не различается никакой правильности, применение к ней названия короны едва ли оправдано. Внутренний мешок у личинок *Cyclotomata* хорошо развит.

Личинка прикрепляется с помощью вывернувшегося внутреннего мешка и сильно уплощается; „корона“ втягивается внутрь и разрушается. Мантийный эпителий образует верхнюю стенку цистида и выделяет кутикулу. Затем в апикальной части прикрепившейся личинки путем втягивания образуется *vestibulum* анцеструлы, а ее полипид развивается из супрапаллеальной ткани.

Совсем иначе протекает развитие у *Phylactolaemata*. Еще в теле материнского зооида зародыш принимает форму овального мешка, стенки которого состоят из эктодермы и мезодермы, т. е. цистида. На одном из концов этого мешка (который соответствует вегетативному полюсу, — по: Braem, 1897, 1908) начинается развитие одного (у *Fredericella*), двух (у *Plumatella*) или четырех (у *Cristatella*) полипидов. В средней части зародыша образуется кольцообразная мантийная складка, которая надвигается на область формирования полвищ и покрывает ее почти полностью. Мантийная полость сообщается с внешней средой только узким отверстием. На наружной поверхности мантии развиваются реснички. В таком виде личинка выходит из материнской колонии. Еще во время ее плавания завершается развитие полипидов, которые могут высовываться через отверстие мантийной полости (рис. 180). При плавании личинка ориентирована таким образом, что полипиды находятся сзади. На противоположном переднем ее конце имеется нервный центр, от которого назад отходят радиальные



Рис. 180. Личинка *Plumatella* (по: Brien, 1960).

А — с втянутыми полипидами, Б — с вывернувшимися полипидами.

нервы (Sensenbaugh, 1986). Пелагическая жизнь личинки продолжается не более 1 сут. После прикрепления мантийная складка отворачивается назад, весь ресничный эпителий дегенерирует, а внутренний листок мантийной складки образует кожный эпителий цистида.

Нетрудно заметить, что эта личинка имеет мало общего с личинками *Gymnolaemata*. По мнению Брема, нервное сплетение личинки *Phylactolaemata* — гомолог абсорбального органа цифонаута; но о полярности зародыша и личинки *Phylactolaemata* судить трудно. Вообще искать гомологи между частями личинок *Gymno-* и *Phylactolaemata* бесполезно, так как личинки последних представляют собой не стадию индивидуального развития, а стадию формирования колонии; поколение, соответствующее оозоиду, редуцировано у них еще сильнее, чем у *Gymnolaemata*.

Обсуждая эволюционные отношения между различными личиночными формами мшанок, многие авторы (Cori, 1941; Hyman, 1959; Brien, 1960; Nielsen, 1971, и др.) считают цифонаута самой примитивной личинкой (даже для *Tentaculata*, — Jägersten, 1972). Иную точку зрения высказал только Силен (Silén, 1942–1944). По мнению этого автора, живорождение и формирование левитотрофной личинки было присуще мшанкам с самого начала, но некоторые виды вторично перешли к откладке бедных желтком яиц и приобрели „ценогенетическую“ планктотрофную личинку — цифонаута. Однако живорождение, накопление в яйцах большого количества желтка, способного

обеспечить и личиночное развитие, всегда имеют вторичное происхождение, эмбриология не знает ни одного примера обратного перехода от живорождения к откладке яиц во внешнюю среду. Кроме того, с точки зрения Силеса, невозможно объяснить существование таких личинок, у которых отсутствует даже зачаток кишечника, и понять, каким образом в процессе последующей эволюции (фактически на пустом месте) мог возникнуть функционирующий кишечник цифонаута, а наличие зачаточной кишки у *Flustrellidra* и некоторых безраковинных личинок пришлось бы трактовать как мистическую преадаптацию.

Циммер и Вуллакотт (Zimmer, Woollacott, 1977a), давая детальную классификацию личинок Gymnolaemata, к сожалению, почти не касаются вопроса об эволюционных отношениях между ними, но они дают изображение „гипотетической“ личинки, которую, по-видимому, считают прототипом всех остальных личиночных форм. Они наделили ее основными признаками корончатых личинок (отсутствием раковины и наличием абсорбального диска с четко оформленными бластами) и в то же время хорошо развитым сквозным кишечником. В этой схеме примитивные признаки искусственно соединены с признаками высокой специализации. Совершенно очевидно, что от такой личинки не могли произойти личинка *Vulbella* с ее крайне простой абсорбальной нервной пластинкой или цифонаут. Даже если освободить эту личинку от признаков крайней специализации, двукратное независимое происхождение от нее цифонаута в отрядах Cheilostomata и Stenostomata представляется маловероятным.

Наличие цифонаута в двух разных отрядах Gymnolaemata свидетельствует о его относительной примитивности. Редукцию кишечника и раковины у других личинок легко можно объяснить лецитотрофией и сокращением пелагического периода. Исчезновению кишечника способствовало и то обстоятельство, что он не только перестал функционировать у личинки, но из-за раннего начала почкования утратил значение зачатка кишки взрослого животного. Из-за редукции атриума и раковины изменилась и внешняя форма личинки, увеличились относительные размеры короны. Переход от цифонаута к таким несколько упрощенным личинкам совершается, по-видимому, довольно легко, так как в пределах одного рода (например, *Alcyonidium*) встречаются личинки обоих типов.

Упрощение организации сильнее всего выражено у личинок Cyclostomata — у них отсутствуют абсорбальный и грушевидный органы и даже нет настоящей короны. Возможно, эти особенности связаны с полиэмбрионией — поскольку началу личиночного органогенеза предшествует длительный период хаотической фрагментации эмбрионального тела, присущая в какой-то мере другим Gymnolaemata детерминация бластомеров как зачатков определенных органов едва ли могла сохраниться. По-видимому, возникли какие-то новые физиологические механизмы, которые обеспечивают развитие только самого общего плана строения личинки, на одном полюсе которой находится орган прикрепления (внутренний мешок), на противоположном — зачаток полипида, а в промежуточной зоне — ресничный эпителий, обеспечивающий локомоцию. Таким образом, простота личинок Cyclostomata (несмотря на некоторое сходство с личинками атрохного типа), по-видимому, вторична.

Что касается личинок Phylactolaemata, то на первый взгляд их легко можно вывести из личинок Cyclostomata, если допустить ускоренное развитие полипидов и редукцию внутреннего мешка. Однако особенности строения личинок круглоротых мшанок выше уже были истолкованы как следствие полиэмбрионии, но у нас нет никаких оснований предполагать, что в прошлом полиэмбриония была свойственна никаким основаниям предполагать, что в прошлом полиэмбриония была свойственна и Phylactolaemata. Так как стадия, соответствующая личинкам Gymnolaemata, у Phylactolaemata протекает еще в ооции, а эмбриональное развитие сильно видоизменено в связи с плацентарным живорождением, искать у зародышей какой-нибудь структуры, которые можно было бы гомологизировать с личиночными органами Gymnolaemata, бесполезно. Все же, поскольку дивергенция между Gymno- и Phylactolaemata

произошла очень давно, нельзя полностью исключить возможность того, что исходная личиночная форма последних отличалась от цифонаута.

Итак, имеющиеся в настоящее время материалы заставляют признать цифонаута примитивной для Мшанок личиночной формой. В то же время это — высокоспециализированная личинка, отношение которой к личинкам других морских беспозвоночных представляет большой интерес. Многие авторы (Cori, 1941; Нупал, 1959, и др.) принимают, что цифонаут есть видоизмененная трохофора. Корона цифонаута обычно рассценивается как прототрох. В частности, Нильсен (Nielsen, 1971) сближает цифонаута с личинками Камптозоа, которые относятся к трохофорному типу, и признает близкое родство этих групп животных. Цвиклитцер (Czwiklitzer, 1909) тоже выводил Gymnolaemata из Камптозоа; в то же время он предполагал происхождение Phylactolaemata от Photonida и тем самым признавал полифилетическое происхождение Мшанок.

Преобразование личинки Камптозоа (например, *Pedicellina*) в цифонаута сопровождалось, по Нильсену, исчезновением фронтального органа и возникновением нового органа с той же функцией (грушевидного) путем специализации передней части прототроха; нота личинки Камптозоа дегенерировала, от нее осталось только углубление, в которое открываются железы, выделяющие клейкий секрет (внутренний мешок). Нильсен отмечает также сходство в процессах метаморфоза и почкования у Камптозоа и Bryozoa. В обеих группах почки образуются на тех частях животного, которые соответствуют эпиферу личинки; в обоих случаях кишечник почки развивается из эктодермы. На этом основании Нильсен выводит мшанок от колониальных Камптозоев и резко отделяет их от Форонид, которых рассценивает как независимую ветвь, близкую к Deuterostomia.

К сходствам, отмеченным Нильсеном, можно было бы добавить, что личинки Камптозоев и цифонаут очень близки в морфологическом отношении и что обеим группам свойственна склонность к „неотеническому“ почкованию. Однако в своем стремлении сближить цифонаута с личинками трохофорного типа, к которым относятся личинки Камптозоа, Нильсен пренебрегает одним существенным различием между ними, которому придает очень большое значение в других своих построениях (см.: Nielsen, 1985). Это различие касается строения и физиологии питающего аппарата личинки, который у цифонаута действует по типу „upstream“, а у трохофоры — по типу „downstream“ (Strathmann et al., 1972; Strathmann, 1973).

Сближению этих личинок препятствуют, кроме того, отсутствие у цифонаута париого зачатка мезодермы и существенные различия в ходе развития. Как уже отмечалось, настоящие трохофорные личинки формируются на базе „тиличного“ спирального дробления, характерные особенности которого выработались на основе установки развития на личинку такого типа. У Мшанок же наблюдается своеобразное дробление, которое стоит ближе к радиальному, чем к спиральному. Такое дробление могло возникнуть на основе неспециализированного спирального. Трудно предположить, что Мшанки, сохранив личинку трохофорного типа, утратили те особенности дробления, которые обеспечивают наиболее рациональный путь развития этой личинки. Очевидно, черты сходства цифонаута с трохофорой объясняются конвергенцией (что признают также и другие авторы — Briell, 1960; Jägerstiel, 1972; Salvini-Plawen, 1980b).

Brachiopoda

Яйца Брахиопод претерпевают полное равномерное дробление, которое у Замковых брахиопод (Testicardines) относится к радиальному типу, а у Беззамковых (Escaridines — *Lingula*) протекает весьма своеобразно (см. выше). Гастрულიция происходит путем иннагинации, blastopore замыкается, но у *Lingula* рот образуется позднее на

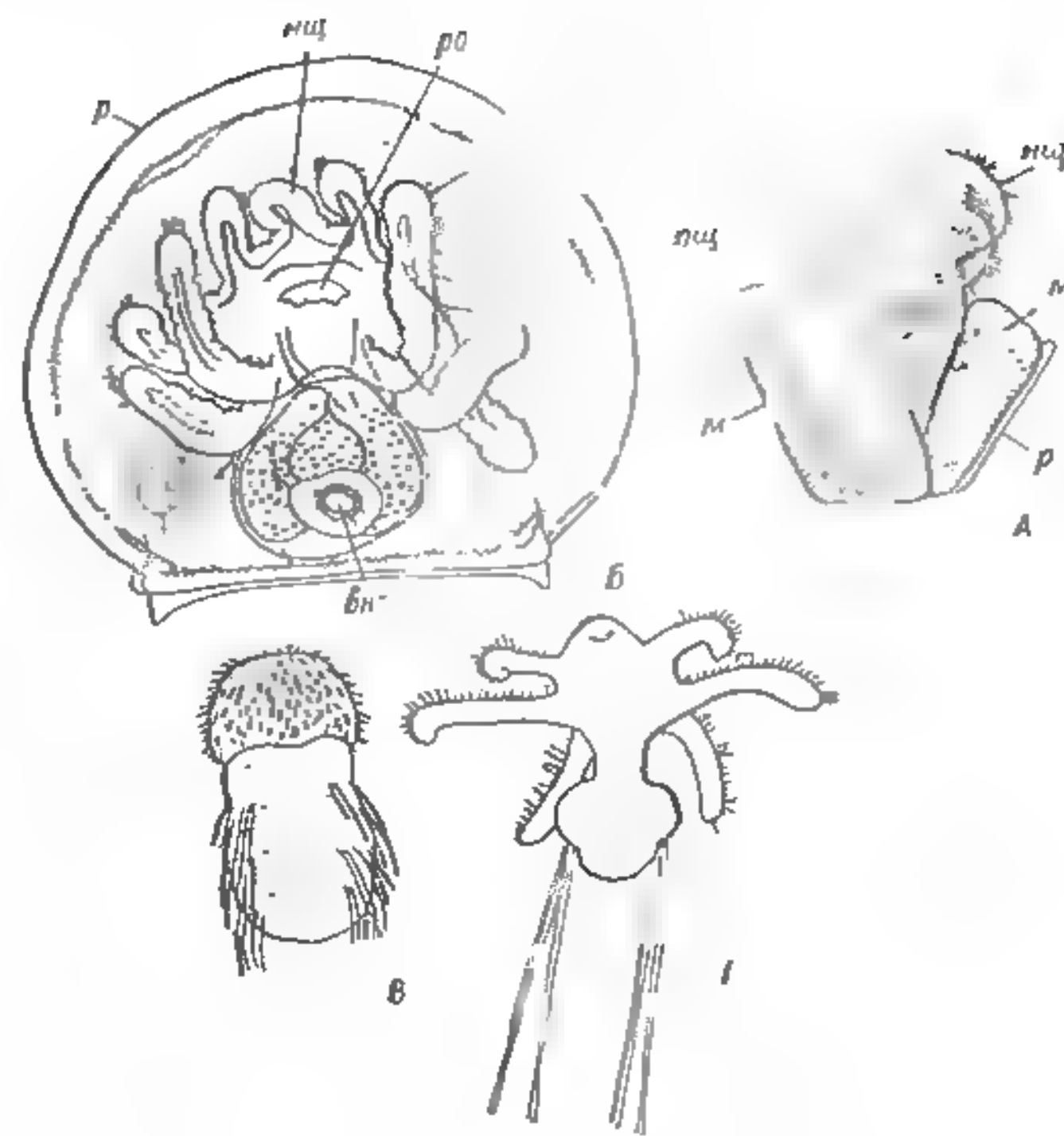


Рис. 181. Личинки Плеченогих.

А и Б — поздний зародыш и личинка *Lingula anatina* (по: Yatsu, 1902), В — личинка *Crania anomala*, Г — личинка *Descimisca* (по: Nielsen, 1991). en — зачатки внутренних органов, м — зачаток мантии, нц — непарное щупальце, пц — парные щупальца, р — раковина, ро — ротовое отверстие.

том же месте, а анальное отверстие возникает как новообразование, но у большинства Брахипод связь между бластопором и ртом утрачивается; у *Testicardines* анальное отверстие отсутствует. Целомическая мезодерма образуется у *Lingula* путем иммиграции клеток из стенок архентерона (Yatsu, 1902), а у Замковых брахиопод встречается деламинация (у *Cnismatocentrum*, — по: Малахов, 1976б) и энтероцельный способ (у *Argutotheca* и *Terebratulina*, — по: Ковалевский, 1874а; Conklin, 1902, и др.).

Постэмбриональное развитие в двух подклассах Брахипод протекает по-разному. У *Ecardines* из яйца выходит пелагическая личинка, равномерно покрытая ресничками. У *Crania anomala* (по: Nielsen, 1991) сначала это ресничная бластула, потом гастрюла. Бластопор смещается на брюшную сторону и немного вперед, постбластопоральная часть вентральной стороны нелепика (см. рис. 88); затем бластопор замыкается. Личинка приобретает удлиненную форму, ее передняя часть („голова“) отделяется от остального тела слабой перетяжкой. Стенки архентерона разделяются на энтодермальную и мезодермальную части. Из энтодермы развивается зачаток кишки, стенки которой спадаются, так что просвет почти утрачивается (личинка лещитотрофна), а из мезодермы — четыре пары целомических мешков. На спинной стороне личинки появляются провизорные щетинки, расположенные тремя парами, что придает ей некоторое сходство с нектохетой (рис. 181, В). Личинка плавает приблизительно 1 сут. Перед прикреплением она изгибается на брюшную сторону благодаря сокращению сильных вентролатеральных мышц. Прикрепляется личинка постбластопоральной частью вентральной эктодермы, которая выделяет нижнюю створку раковины;

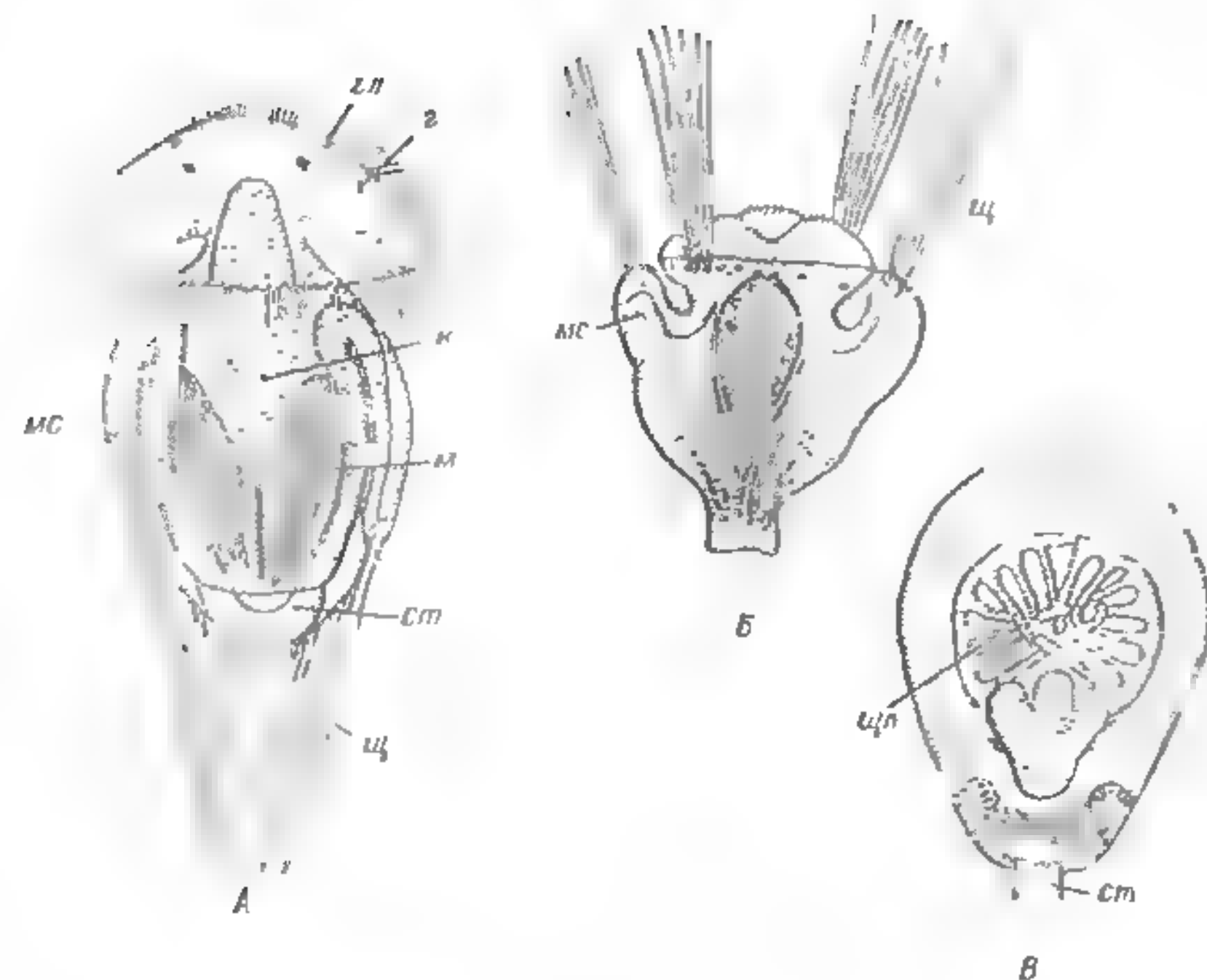


Рис. 182. Метаморфоз *Argutotheca neapolitana* (по: Ковалевский, 1874а).

А — свободноплавающая личинка, Б — личинка после прикрепления, В — молодая Брахипода. г — головная лопасть, зл — глазки, к — зачаток кишки, м — мышцы, мс — мантийная складка, ст — стебелек, щ — личиночные щетинки, щп — щупальца.

верхняя створка выделяется дорсальной эктодермой. После этого образуются ротовое и анальное отверстия, никак не связанные с бластопором, и начинается развитие щупалец.

У личинки *Descimisca* (рис. 181, Г) уже имеется одно непарное щупальце и две пары циррусов (парных щупалец, — Chuang, 1977), а у личинки *Lingula* (рис. 181, А, Б) парм циррусов (парных щупалец, — Chuang, 1977), а у личинки *Lingula* (рис. 181, А, Б) имеется также раковина (Yatsu, 1902). Плавает эта личинка благодаря работе ресничек, покрывающих лофофор. По сторонам от непарного щупальца закладываются парные циррусы, так что их количество постепенно увеличивается. На брюшной мантийной складке недалеко от заднего конца образуется стебелек прикрепления. Одновременно происходит прогрессивное развитие внутренних органов, начинает функционировать кишечник, образуются нефридии, закладывается нервная система (статокцистов и т. д.). Личинка *Lingula* плавает около месяца, после чего (на стадии 10–15 пар циррусов) опускается на дно и прикрепляется. Хотя у *Ecardines* имеется пелагическая стадия, с морфологической точки зрения развитие у них почти сразу же является только непарное щупальце, которому приписывается роль органа чувств, ретракторы лофофора и провизорные щетинки.

У Замковых брахиопод из яйца развивается своеобразная личинка, тело которой подразделяется на три отдела: головной, имеющий форму шляпки гриба или зонтика и отделенный от остального тела более узкой шейкой, расширенный туловищный отдел и тонкий стебелек (эту личинку можно назвать умбеллярией, от латинского *umbella* — зонтик). Головной отдел (аликальная лопасть) покрыт ресничками, иногда более длинными по его краю (рис. 182, А); у *Terebratulina* и *Cnismatocentrum* временно

имеется чувствительный султанчик (Percival, 1944; Малахов, 1976, 1983). В головном отделе часто имеются глазки, число и положение которых у разных видов различно. На туловищном отделе имеется зачаток мантии в форме направленной назад кожной складки, иногда уже разделенной вырезками на спинную и брюшную лопасти. От краев мантии отходят четыре пучка личиночных щетинок.

Личинки *Testicardines* не питаются, зачаток кишки не имеет сообщения с внешней средой. У них уже имеется целом, иногда подразделенный на две пары мешочков (Percival, 1944, 1960). В передней части туловищного отдела на брюшной стороне имеется нервная пластинка — предполагаемый зачаток подглоточного ганглия.

Эти личинки плавают от 24 ч до нескольких дней. После прикрепления с помощью клейких выделений стебелька мантийные складки отгибаются вперед, так что головная лопасть оказывается внутри мантийной полости. На наружной поверхности мантии выделяются створки раковины, личиночные щетинки выпадают и заменяются definitivoными (рис. 182, Б, В). Относительно последующих процессов органогенеза имеются большие разногласия. У *Argyrotheca* (по: Ковалевский, 1874а) парные щупальца закладываются на внутренней поверхности дорсальной мантийной складки, а у *Tegulorhynchia* (по: Percival, 1960) они развиваются по краю головной лопасти, которая превращается в поффор. Так же противоречивы сведения, касающиеся положения дефинитивного рта: по данным Конклина и Пленка (Conklin, 1902; Plenk, 1913), он прорывается на месте переднего конца щелевидного blastopora (т. е. в области шейки), а по Ковалевскому и Персивалю, — на головной лопасти.

Сопоставляя постэмбриональное развитие брахиопод и форонид, Нильсен (Nielsen, 1991) придает большое значение тому, что личинка *Crania* перед прикреплением сгибается на брюшную сторону. Из этого он заключает, что у брахиопод в отличие от форонид рот и анус сближаются не на спинной стороне, а на брюшной, и что прикрепление осуществляется не вентральной эктодермой, а дорсальной. Отсюда он делает вывод, что *Phoronida* и *Brachiopoda* произошли от форм с прямым кишечником независимо и их эволюционные пути рано разошлись. Однако в этих рассуждениях содержатся две существенные ошибки. Во-первых, Нильсен неправильно причисляет поверхность прикрепления личинки к дорсальной стороне — хотя у *Crania* blastopore не так сильно продвигается вперед, как у большинства *Protostomia* (что, возможно, является следствием отсутствия преемственности между ним и ротовым отверстием), но расположенная непосредственно позади него небольшая область относится к вентральной стороне. В этом отношении между личинкой *Crania* и актинотрохой принципиальных различий нет. Во-вторых, происходящее перед прикреплением изгибание личинки *Crania* и сближение области замкнувшегося blastopora с местом, где позднее образуется рот, нельзя сравнивать со сближением рта и ануса форонид, так как blastopore *Crania* соответствует ротовому отверстию актинотрохи, а не анальному. У взрослых брахиопод кишка имеет петлеобразную форму, но положение анального отверстия сильно варьирует (очевидно, в результате вторичных изменений), у *Testicardines* оно вообще отсутствует. Смысл вентрального изгиба личинки *Crania* перед прикреплением, совершенно не свойственно другим брахиоподам, остается неясным.

Эволюционные отношения между личиночными формами в двух подклассах брахиопод тоже трактуются по-разному. По мнению Чуанга (Chuang, 1977), примитивный тип развития представлен у тех *Ecardines*, у которых поффор и раковина формируются еще на эмбриональных стадиях (например, *Lingula*). Дальнейшая эволюция сопровождается запаздыванием закладки этих органов (что можно видеть у *Disciniscina*) и завершилась выработкой типа развития, свойственного *Testicardines*. Этот автор не учитывает, что подобная ретардация обычно затрагивает органы, которые находятся на пути редукции, чего никак нельзя сказать о раковине и поффоре. Скорее можно предположить, что у *Ecardines* наблюдается ускоренное развитие (акселерация) этих органов. С этой точки зрения наиболее примитивными следует считать отношения,

наблюдающиеся у *Crania*. Что же касается личинки *Disciniscina*, то она не может рассматриваться как переходная форма между личинками *Ecardines* и *Testicardines* хотя бы уже потому, что развитие раковины у нее запаздывает даже по сравнению с последними. Кроме того, гипотеза Чуанга не может объяснить появление у личинок замковых брахиопод ресничной апикальной лопасти — с точки зрения эволюционной эмбриологии возникновение нового специализированного личиночного органа при сокращении сроков пелагической жизни представляется маловероятным.

Различия в развитии *Ecardines* и *Testicardines* кажутся такими значительными, что Старобогатов (1979) считает возможным выводить личинок первых из актинотрохи, а личинок вторых — из трохофоры, допуская тем самым полифилетическое происхождение класса *Brachiopoda*. Такая точка зрения представляется чрезмерной крайностью; для понимания существующих отношений достаточно признать раннюю дивергенцию этих подклассов.

По мнению Нильсена (Nielsen, 1991), в эволюции личинок брахиопод существуют две линии, одна из которых ведет к лецитотрофным личинкам *Crania* и *Testicardines*, а другая — к планктотрофным личинкам *Disciniscina* и *Lingula*.

В подкрепление этой идеи можно выдвинуть следующие соображения. Яйца *Crania* и *Testicardines* не так уж сильно перегружены желтком (их размеры варьируют в пределах от 120 до 180 мкм) — отношения, близкие к первичной лецитотрофии. Поэтому можно предположить, что первоначально всем брахиоподам была свойственна довольно просто устроенная атрохная личинка, сходная с таковой *Crania*, — со слабо развитой апикальной лопастью или без нее и не имеющая ни щупалец, ни мантийных складок. Затем личинки большинства *Ecardines* стали планктотрофными, у них рано стали закладываться щупальца, которые взяли на себя и локомоторную функцию, период пелагической жизни удлинился, у некоторых видов ускорение развития распространилось и на раковину. А личинки *Testicardines* эволюционировали, оставаясь лецитотрофными (количество желтка, возможно, увеличилось). Они стали вылупляться с зачаточными мантийными складками, и у них возник провизорный локомоторный орган — покрытая ресничками куполообразная апикальная лопасть.

Эволюционные отношения между личиночными формами *Tentaculata*

Все рассмотренные выше личинки настолько своеобразны, что установить между ними эволюционные связи нелегко. Конклин (Conklin, 1902) отмечает ряд сходств личинок замковых брахиопод с трохофорой и актинотрохой (которую он тоже причисляет к трохофорному типу). Однако выше уже была доказана невозможность выведения актинотрохи из трохофоры, в полной мере это относится и к личинке брахиопод. Более правомерно сравнение умбеллярной актинотрохой. Такое сравнение было произведено еще Коршельтом и Гейдером (Korschelt, Heider, 1893), которые исходили из наблюдений Ковалевского над *Argyrotheca*. Согласно приводимой ими схематике, апикальная лопасть умбеллярной актинотрохи соответствует капюшону актинотрохи; в процессе метаморфоза она сокращается в размерах и превращается в эпистом. Ротовое отверстие лежит сначала в области шейки, а после редукции апикальной лопасти оказывается на переднем конце. Закладка щупалец происходит таким образом, что оказывается на переднем конце. Спинные щупальца оказываются, как у актинотрохи, ближе к переднему концу, чем брюшные. Все же из-за противоречивости сведений о постларвальном органогенезе замковых брахиопод остается неясным, является ли апикальная лопасть личинки (подобно капюшону актинотрохи) ее ротовой частью или соответствует поффору, зачаток которого у *Ecardines* тоже имеет грибообразную форму.

При сопоставлении актинотрохи с умбеллярией прежде всего привлекает внимание наличие у последней мантийных складок — признак, непосредственно связанный с организацией взрослых животных, и отсутствие щупалец; последнее объясняется тем, что умбеллярия в стадийном отношении соответствует еще молодой, не вполне сформированной актинотрохе и не питается. Развитие рта и лофофора на апикальной лопасти у *Tegulorhynchia* ставит под сомнение ее гомологию капюшону. Поскольку есть виды, у которых рот прорывается в области шейки, а щупальца закладываются на мантийной складке, возможно, что здесь мы имеем дело с вторичными гетеротопиями. Во всяком случае, изменение положения дефинитивного рта может быть понято как следствие лецитотрофии личинок и утраты непосредственной преемственности между бластопором и ртом.

Еще одно различие между личинками Форонид и Брахиопод состоит в том, что у последних при метаморфозе тело не складывается вдвое, как у актинотрохи, метасомального кармана нет и прикрепление осуществляется с помощью наружного стебелька. По мнению Беклемишева (1964а), этот стебелек можно сравнить только с расположенным позади метасомального кармана отделом тела актинотрохи. Беклемишев придавал этому такое большое значение, что считал нужным изъять Брахиопод из типа *Tentaculata* и рассматривать их как самостоятельный тип. Тем не менее можно предположить, что дивергенция между *Brachiopoda* и *Phoronida* произошла еще до того, как у последних зачаток органа прикрепления принял форму метасомального кармана. Из-за того что у взрослых Брахиопод все внутренние органы сосредоточились в передней, защищенной раковиной части тела, метасомальный отросток перестал служитьместищем кишечной петли и превратился в стебелек прикрепления. С этой точки зрения стебелек Брахиопод гомологичен метасомальному карману актинотрохи и в проморфологическом отношении между Форонидами и Брахиоподами принципиальных различий нет. Все это свидетельствует в пользу предположения, что умбеллярия и актинотроха произошли от общей менее специализированной личиночной формы.

Близость личинки *Testicardines* к актинотрохе признает также Егерстен (Jägerskiöld, 1972), но он считает самой примитивной личинкой Тентакулят цифонаута. По его мнению, раковина цифонаута не является адаптивным личиночным признаком и даже доставляет некоторые неудобства, так как увеличивает массу личинки и уменьшает ресничную поверхность, чем и обусловлена редукция раковины у личинок других Мшанок. Из этого он заключает, что раковина цифонаута (подобно раковине велигера) есть дефинитивный признак, который был присущ взрослым предкам *Tentaculata* и сместился на личиночную стадию. Но раковина Беззамковых брахиопод, состоящая из брюшной и спинной створки, не гомологична этой анцестральной раковине и представляет собой более позднее эволюционное приобретение.

Сходным образом трактует Егерстен и грушевидный орган личинок *Bryozoa* — он считает его остатком ресничной преоральной лопасти, которая служила гипотетическим предкам *Tentaculata* для ползания. Внутренний мешок является, во Егерстену, органом прикрепления, который тоже был присущ взрослым животным, а в настоящее время сохранился как личиночный орган. На этих соображениях Егерстен строит свои представления о филогении *Tentaculata* и эволюции их личинок. Предка *Tentaculata* он изображает как ползающее животное с телом, заключенным в двустворчатой раковине. Он скользил по субстрату с помощью преорального ресничного прикрепления, а на брюшной стороне имел железистое поле, служащее для временного прикрепления. Затем это животное перешло к сидячему образу жизни и у него развился питающий аппарат в форме венчика послеротовых ресничных щупалец; рот и анус сместились на дорсальную сторону. Часть эпидермиса, служащая для прикрепления, приобрела у личинок Форонид и Мшанок форму внутреннего мешка, а у Брахиопод — стебелька. Раковина сохранилась только у цифонаута, взрослые животные ее

утратили, но у Брахиопод позднее возникла новая раковина, не томолотичная анцестральной. Капюшон актинотрохи и преоральную лопасть личинок *Testicardines* Егерстен считает производным мантии цифонаута и свидетельством того, что эти личинки в прошлом тоже имели раковину. Ползательный орган предка сохранился только у личинок Мшанок в виде грушевидного органа. Акселерация в развитии щупальцевого аппарата у Форонид и Беззамковых брахиопод привнесена к тому, что он стал закладываться еще у личинки, а у Мшанок характер метаморфоза изменился из-за раннего начала почкования. Сходство личинок *Kamptozoa* и *Bryozoa* Егерстен объясняет конвергенцией; существенное различие между ними он видит в том, что предполагаемые предки первых ползали на посторальной поверхности, а предки вторых — на преоральной.

Бесспорное достоинство концепции Егерстена состоит в том, что она не противоречит идее филогенетической близости животных, объединяемых в типе *Tentaculata*. Тем не менее его рассуждения об организации их общего предка имеют слишком спекулятивный характер. Раковина цифонаута безусловно имеет защитное значение и представляет собой ценогенетическое образование; ее редукция у других личинок Мшанок могла быть следствием слишком короткого периода их пелагической жизни. Предполагаемое Егерстеном превращение цифонаута в актинотроху сомнительно — цифонаут является личинкой, более специализированной, чем актинотроха; цифонаут и актинотроха по-разному адаптированы к сходному образу жизни, переход от одного типа адаптации к другому ничем не оправдан, гораздо легче себе представить, что эволюционные пути этих личинок рано разошлись.

Старобогатов (1979) тоже считает цифонаута эволюционным предшественником актинотрохи. При этом он приписывает этой личинке плагиаксонию, которую считает первичным признаком *Bilateria* и их личинок. В действительности же примитивные проморфологические отношения, свойственные большинству низших *Bilateria* (см.: Иманова-Кляс, 1983), наблюдаются именно у актинотрохи.

Поскольку ни одна из существующих у *Tentaculata* личиночных форм не может считаться исходной для остальных, остается предположить, что все они произошли от более примитивной личиночной формы со слабо дифференцированным ресничным покровом, еще не имеющей таких характерных для разных классов органов, как метасомальный карман актинотрохи, раковина и грушевидный орган цифонаута, мантийные складки личинок Замковых брахиопод. Можно предположить, что эта личинка обладала проморфологическими особенностями актинотрохи (т. е. бластопор был у нее сдвинут на брюшную сторону) и аборальным органом; существование у нее предрогового ресничного кольца более сомнительно, так как у актинотрохи ресничная оторочка капюшона имеется только на брюшной стороне, у многих Замковых брахиопод апикальная лопасть равномерно покрыта короткими ресничками, а у личинок *Ecardines* она вообще отсутствует. На брюшной стороне этой личинки имелся орган прикрепления.

В процессе последующей дивергентной эволюции у Брахиопод возникли личинки с наружным стебельком прикрепления, а у Форонид — актинотроха. При этом у *Ecardines* появилась ярко выраженная тенденция к акселерации развития дефинитивных органов (лофофора со щупальцами и раковины), из-за чего отпала необходимость в специальных личиночных органах питания и передвижения. У лецитотрофных долго плавающих личинок *Testicardines* эта тенденция выражена слабее — щупальца долго закладываются, а роль локомоторного органа играет апикальная лопасть. У них не закладываются, а роль локомоторного органа играет апикальная лопасть. Эволюционное становление актинотрохи было связано с удлинением пелагического периода жизни, во время которого успевают развиться и начать функционировать щупальца, и с преобразованием прикрепительного придатка в метасомальный карман, благодаря которому становится возможной быстрая перестройка личиночной организации в дефинитивную. На заднем конце актинотрохи образовался

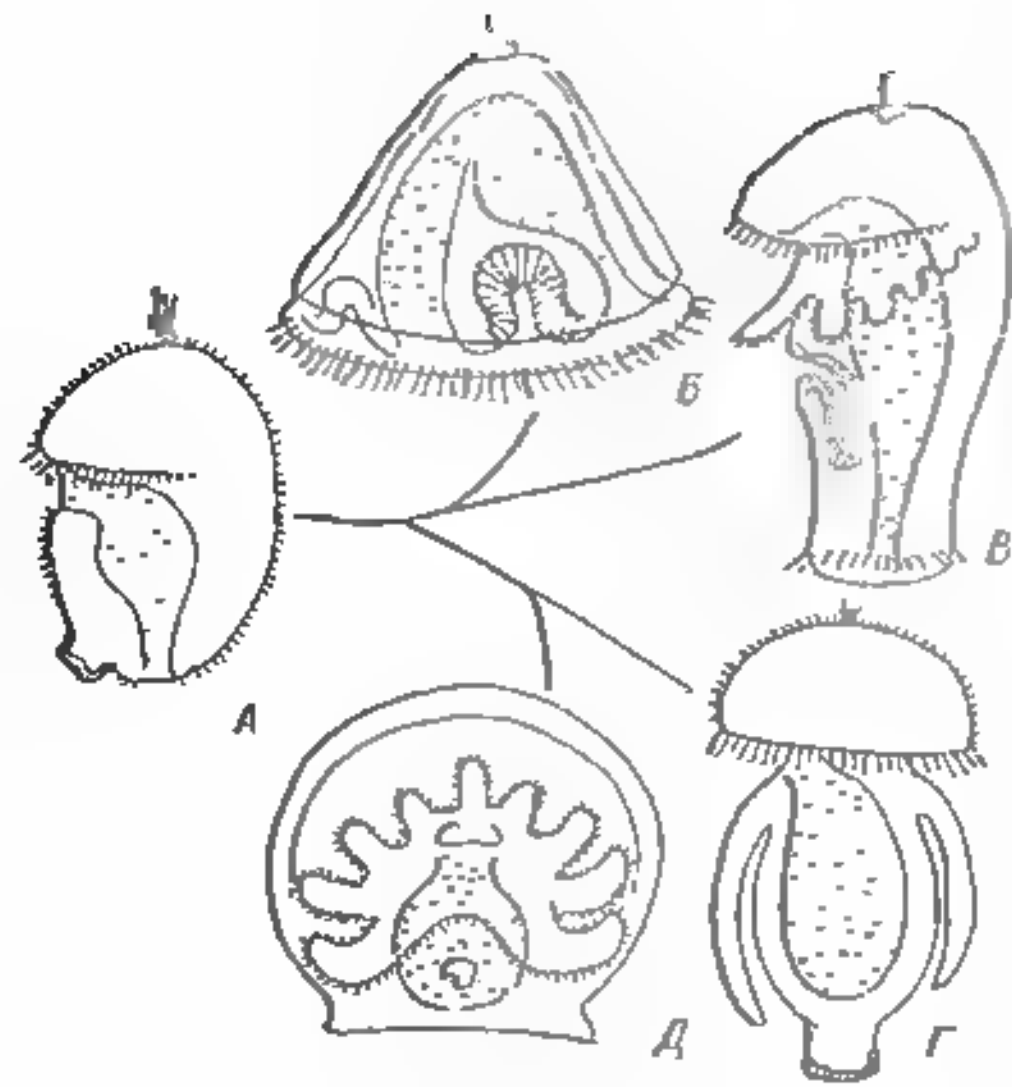


Рис. 183. Эволюционные отношения между личинками Tentaculata (по: Иванова-Казас, 1986б).
А — гипотетическая исходная форма, Б — цифонаут, В — актинотроха, Г — умбеллярия, Д — личинка Ectocarpus.

дополнительный локомоторный орган — телотрох, не свойственный личинкам других Tentaculata.

Эволюционная линия, приведшая к возникновению цифонаута, отделилась от линии актинотрохи уже после образования метасомального кармана. При этом непотное ресничное кольцо замкнулось и образовало корону, а метасомальный карман превратился во внутренний мешок. Такие личиночные органы, как защитная раковина и высокоспециализированный грушевидный орган, возникли у Мшанок уже после расхождения с Форонидами.

Брюшной поверхности актинотрохи соответствуют стенки атриальной полости, которую пересекает в поперечном направлении проходящая между ртом и внутренним мешком ресничная дуга, осуществляющая функцию питания. Невольно напрашивается мысль, что эта дуга соответствует тому дугообразному валику, на котором формируются щупальца актинотрохи; иначе говоря, это рано начинающий функционировать, но не достигший полного развития зачаток щупалец. Недоразвитие щупалец в свою очередь легко может быть понято как следствие того, что и сам цифонаут не завершает метаморфоза.

В дальнейшей эволюции личинок у Мшанок большое значение имели переход к лецитотрофии, сокращение периода пелагической жизни и тенденции к раннему началу бесполого размножения. Эволюционные отношения между личиночными формами Tentaculata, согласно развиваемой здесь гипотезе, представлены на рис. 183. Изложенная выше трактовка эмбриологических данных не препятствует объединению Форонид, Мшанок и Брахиопод в единый тип Tentaculata; в то же время показано, что этот тип не может быть отнесен к группе Трохофорных животных.

К числу первичных относятся, по-видимому, и личинки Pogonophora. Личинки *Siboglinum* и *Oligobranchia* (подкласс Fregulata) развиваются в трубках взрослых самок. Они имеют удлиненную, слегка расширенную спереди форму, небольшой задний отдел (телосома) отделен от остального тела перетяжкой (рис. 184, А). На переднем конце и на телосоме находятся два венчика длинных ресничек, а на брюшной стороне — небольшое поле с короткими ресничками. На метасоме и телосоме расположены также первые щетинки (Jägersten, 1957). Личинки *Siboglinum* способны плавать, вращаясь вокруг продольной оси, и временно прикрепляться задним концом, на котором находится небольшое присосковидное углубление (Webb, 1964). Позднее реснички исчезают. Настоящей пелагической стадии у этих личинок, по-видимому, нет.

Затем происходит обособление метасомы (рис. 184, Б); граница между прото- и мезосомой появляется последней. Внешнему расчленению тела предшествует разделение целомических полостей. Еще до завершения этих процессов начинается формирование щупалец. У *Oligobranchia dogieli* сначала появляется зачаток левого щупальца, потом — правого; у взрослых животных щупальца располагаются в виде подковы, концы которой обращены к спинной стороне, где новообразование щупалец продолжается. В щупальца заходят дивертикулы левого протоцеля, судьба правого протоцеля осталась неизвестной; предполагается, что он дает начало окологерцевой сумке (Иванов, 1974).

Метасома сильно вытягивается и становится во много раз длиннее остального тела. Относительные размеры телосомы тоже увеличиваются, одновременно она испытывает вторичную сегментацию. Мезентерий, разделяющий телоцели, разрушается, и образуется единый целом телосомы. Из его париетального листка формируются септы, разделяющие телоцель на вторичные сегменты; каждая новая септа появляется позади предыдущей. Щетинки вторичных сегментов развиваются в метамерных утолщениях эктодермы — щетинконосных мешках.

Процесс вторичного расчленения телосомы очень напоминает формирование сегментов из зоны роста у Аннелид, чему некоторые зоологи придают большое филогенетическое значение. Однако последовательность обособления первичных отделов тела (начиная с заднего конца) больше похожа на расчленение целома у Иглокожих, у которых вначале обособляются соматоцели, а потом происходит разделение аксо- и гидроцелей, долго сохраняющих связь друг с другом. Занавешивание обособлении прото- и мезоцелей наблюдается также у Ланцетника, метацили которого (подобно телоцели Поганофор) подвергаются вторичной метамеризации. Сходство Поганофор с Deuterostomia усугубляется еще и тем, что левые протоцели появляются у них более сильное развитие, чем правые (Иванов, 1975).

Личинки *Siboglinum* и *Oligobranchia* лецитотрофны; ни на какой стадии развития у них нет кишечника, предполагается, что из энтодермы у них прямо развивается трофосома — орган, клетки которого содержат симбиотические бактерии, играющие важную роль в питании Поганофор.

Менее специализированы личинки *Ridgeia* (подкласс Vestimentifera), известные по работам Саусворд, Джонса и Гардинера (Southward, 1988; Jones, Gardiner, 1989). Эти личинки тоже имеют ресничные венчики на переднем конце и небольшое ресничное поле на брюшной стороне, а заднего ресничного кольца у них нет. У только что прикрепившейся личинки, имеющей лишь 150 мкм длины, позади ресничного венчика уже видны зачатки первой пары щупалец (рис. 184, В). Особенно интересна особенность этих личинок состоит в том, что они снабжены хорошо развитым и функционирующим сквозным кишечником (рис. 184, Д). Ротовое отверстие располагается на брюшной стороне непосредственно позади ресничного кольца, а анальное — на заднем конце. К сожалению, эмбриональное развитие *Ridgeia* не изучено, и остается

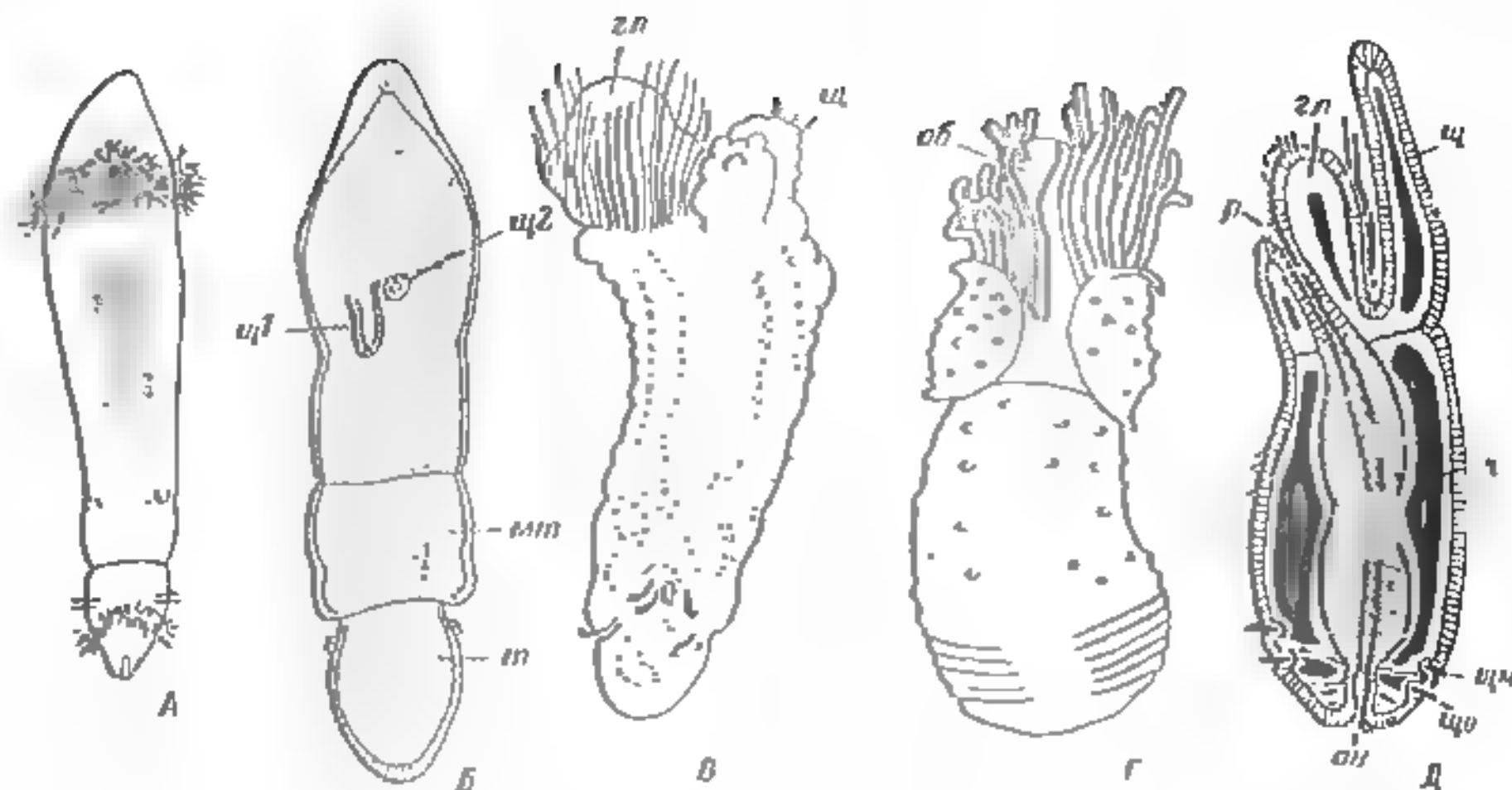


Рис. 184. Личинки Pogonophora.

А — *Siboglinum*, Б — *Oligobranchia* (по: Иванов, 1975); В, Г и Д — *Ridgeia* (по: Southward, 1988). ак — актус, зл — головная лопасть, мм — метасома, об — обтуракулы, р — ротовое отверстие, г — телосома, ц — целом, щ, щ1, щ2 — зачатки щупалец, щцм — щетинки метасомы, щцо — щетинки опистосомы.

неизвестным, какое отношение имеют отверстия кишечника личинки к бластопору. На несколько более поздней стадии передняя часть тела приобретает форму короткой трубки („сифона“), на конце которой находится рот.

Во время последующего развития количество щупалец увеличивается; щупальцевый аппарат взрослых *Vestimentifera* отличается большой сложностью. Особенно сильное развитие получает первая пара щупалец, концевые отделы которых выделяют кутикулярную крышечку, замыкающую переднее отверстие трубки; это так называемые обтуракулы, зачатки которых можно видеть на рис. 184, Г. В области мезосомы (или вестимента) появляются две продольные складки, края которых опираются и смыкаются на спинной стороне, ограничивая полость, в которую у взрослых животных открываются протоки половых желез. В задней части тела (нерезко отграниченной, но соответствующей телосоме) появляются признаки вторичной сегментации (рис. 184, Г, Д).

В кишечной трубке молодых *Ridgeia* на основании цитологических признаков различаются глотка, передняя, средняя и задняя кишки. Передняя кишка проходит сквозь зачаток мозга, который развивается из эктодермы у основания сифона. В клетках средней кишки содержатся вакуоли с бактериями. По предположению Саусворд, заражение симбионтами происходит через кишечник, но Джонс и Гардинер утверждают, что симбионты появляются в энтодермальных клетках еще до образования ротового и анального отверстий. Складной кишечник все еще сохраняется у молодых животных, достигающих по длине 2,6 мм и имеющих около 100 щупалец. В это время часть клеток кишки уже проявляют признаки превращения в элементы трофосомы. На этой же стадии появляются органы выделения протонефридиального типа, терминальные клетки которых лежат в кровеносных синусах, а протоки открываются у основания обтуракулов.

В общем развитие в подклассе *Vestimentifera* сохраняет более примитивный характер, чем в подклассе *Frenulata*, и остается только пожалеть, что эмбриональное развитие этих животных пока не изучено.

Саусворд, Джонс и Гардинер относят личинок Погонофор к трохофорному типу;

по их мнению, переднее ресничное кольцо соответствует прототроху, заднее — телотроху, а брюшное ресничное поле — гастротроху (нейтротрохойду). Саусворд предполагает, что самой ранней из описанных стадий у *Ridgeia* предшествует настоящая планктотрофная трохофора. Из этого далее делается вывод о филогенетической близости Погонофор к Кольчатым червям. Однако сходство личинок Погонофор с трохофорой сводится только к наличию ресничных колец. Но мы уже видели, что ресничные кольца, выполняющие локомоторную функцию, возникают независимо у личинок различного типа, и потому не могут играть в этом вопросе решающую роль. Более того, имеются бесспорные доказательства, что переднее ресничное кольцо Погонофор не гомологично прототроху — оно развивается исключительно из клеток, относящихся к квадранту В, а прототрох — из клеток всех четырех квадрантов ($1a^2$, $1b^2$, $1c^2$ и $1d^2$, — Иванов, 1977). Не говорит о близости Погонофор к Аннелидам и формирование задних сегментов из зоны роста, так как последняя представляет собой вторичное образование. Не исключено, что личинки Погонофор развились непосредственно из личинки атрохного типа.

Эволюция первичных личинок

Относительно эволюции первичных личинок высказывались различные соображения (см. „Дополнение“, с. 502), однако наиболее вероятно, что личинки первых Metazoa были первично-лецитотрофными и отличались крайней простотой организации. Общее представление о них дают паренхимула и планула современных Губок и Книдарий. Очевидно, это были ресничные (точнее — жгутиконосные) бластулы и гастрюлы; они плавали недолго и не питались (соответственно их можно назвать первично-лецитотрофными личинками). Никаких специально личиночных органов у них еще не было, вся их поверхность была равномерно покрыта ресничками, так что эти личинки можно отнести к категории атрохулы. Современные атрохные личинки в какой-то мере рекапитулируют организацию первых многоклеточных животных, но они имеют также расселительное значение, чем и объясняется их сохранение до наших дней. Из-за эволюционных изменений в процессах гастрюляции такие гастрюлоподобные личинки могут быть представлены не только в форме плотной паренхимулы, но и гастрюлы с бластодором и эпителизированной энтодермой (например, у палеонемертин, форонид, иглокожих).

Дальнейшая эволюция личинок была связана с удлинением пелагической фазы жизненного цикла, которая постепенно распространилась на более поздние стадии морфологического развития и, в частности, на ту стадию, когда становится возможным самостоятельное питание, — личинки становятся планктотрофными. Удлинение пелагической фазы повлекло за собой и появление личиночных органов, обеспечивающих питание (улавливание пищевых частиц), локомоцию, ориентацию в пространстве, выбор на дне подходящего места для оседания и т. д. Большая часть этих органов образуется за счет специализации ресничек (появляются пучки чувствительных ресничек, ресничные кольца и т. д.), но бывают личиночные органы и иного происхождения (различные выросты, увеличивающие поверхность тела, провизорные щетинки и др.). В результате возникают специализированные личиночные формы: пилидий, трохофора, актинотроха, диплеуруна и т. д.

При еще большем удлинении пелагической фазы она перекрывает даже те стадии, на которых закладываются признаки, характеризующие систематическую принадлежность взрослых животных (признаки типа, класса и т. д.). Возникают личинки типа метатрохофоры, велигера, пелагоферм, у которых чисто личиночные признаки сочетаются с дефинитивными. Сходный результат может получиться и вследствие того, что развитие некоторых дефинитивных органов сдвигается на более ранние стадии.

развития. Этот частный случай акселерации Егерстен называл адультацией и придавал ему большое эволюционное значение.

Одновременно с распространением пелагической фазы на более поздние стадии происходит исключение из нее ранних стадий путем эмбрионизации (у большинства Моллюсков, например, из яйца выходит сразу велигер). Поэтому у более высоко организованных животных бластуло- и гастролоподобные личинки становятся редкостью. В результате пелагическая фаза целиком смещается на поздние стадии морфологического развития. Причиной эмбрионизации является увеличение запасов желтка, которых хватает для более полного развития зародыша еще в яйцевых оболочках. Но иногда желтка оказывается так много, что он не полностью расходуется во время эмбриогенеза. Это приводит к возникновению вторично-лецитотрофных личинок. Строение таких личинок несколько упрощается (кишечник остается недоразвитым, исчезают ресничные структуры, связанные с питанием), а пелагический период сокращается. Такая лецитотрофная личинка в свою очередь может эмбрионизироваться, и тогда получается голобентический жизненный цикл с прямым развитием.

Если в процессе эволюции стадия первичной личинки из жизненного цикла выпала, она уже не восстанавливается, но может возникнуть вторичная личинка, выполняющая сходные биологические функции.

Выше было показано, что все существующие формы первичных личинок могут быть выведены из личинки атрохного типа (рис. 185). Сопоставлением более специализированных личинок можно установить преемственность только между личинками разного возраста (например: трохофора-велигер или диплеврула-аурикулярия). При этом возникает вопрос, почему в сходных условиях пелагической жизни развились личинки различных морфологических типов. Дать на него исчерпывающий ответ трудно, но некоторые соображения все-таки высказать можно.

Адаптации первичных личинок выражаются преимущественно в образовании специализированных ресничных органов, осуществляющих различные функции. Чувствительную функцию выполняют лучки длинных неподвижных ресничек, расположенных чаще всего на макушке. Для выполнения локомоторной функции наиболее целесообразными являются, по-видимому, поперечные кольца ресничек, эффективные удары которых направлены назад, а сами реснички должны быть сплюснутыми, что часто достигается сближением их в синцилии; всеми этими качествами обладают обычно протрох и телотрох трохофоры, а также циркумалальные кольца торнарии и актиотрохи. С другой стороны, реснички, спускающиеся для транспортировки мелких пищевых частиц, остаются простыми, но покрывают довольно большую поверхность подле ротового отверстия (адоральную зону трохофоры, окологотовую впадину диплеврулы). Правильность такого понимания отношений между формой и функцией ресничных структур подтверждается тем, что накануне завершающей фазы метаморфоза Голотурий, когда аурикулярия перестает питаться и на первый план выступает расселительная функция, извилистый ресничный шнур перестраивается в несколько поперечных колец. Такую же политрохную форму имеют долиопярия Морских лилий и некоторые лецитотрофные личинки в других классах Иглокожих. Два поперечных кольца ресничек имеет также лецитотрофная личинка Погонофор из подкласса Frenulata.

Очевидно, личинки трохофорного типа адаптированы прежде всего к энергичному плаванию, на что указывает также хорошее развитие органов чувств и личиночной нервной системы. По-видимому, прототрох возник как исключительно локомоторный орган и лишь позднее стал содействовать улавливанию пищевых частиц. Его предротное положение обусловило выработку собирательного аппарата типа „upstream collecting system“. Метатрох имеет более позднее эволюционное происхождение, он возник путем специализации краевых ресничек адоральной зоны как антагонист прототроха, что определило его кольцевую форму.

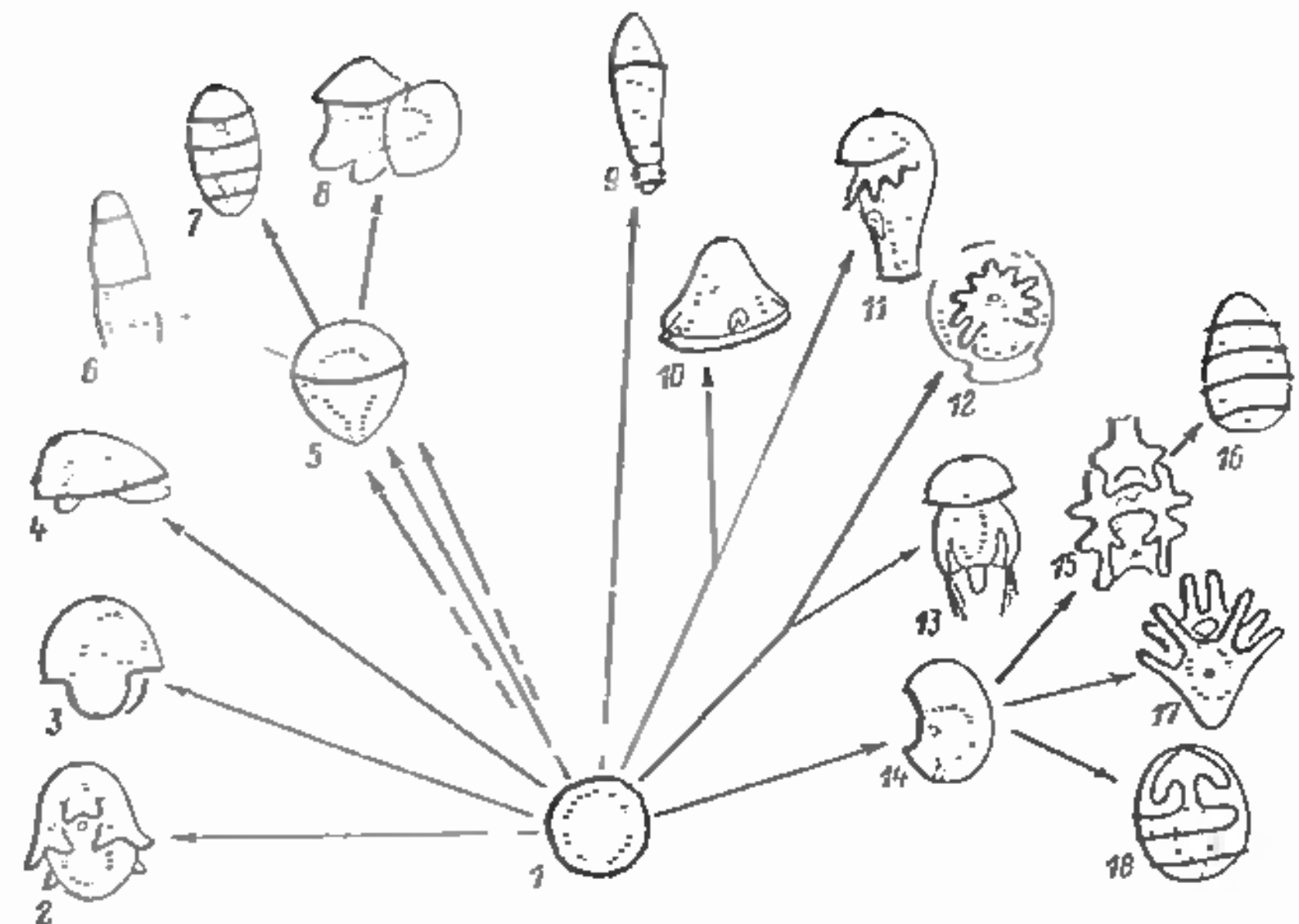


Рис. 185. Эволюция ресничных личинок (по: Иванова-Казас, 1987а).

1 — паренхимолоподобная атрохула, 2 — моллюсковая личинка, 3 — планула, 4 — личинка Caprellid, 5 — трохофора, 6 — пелагосфера, 7 — политрохная метатрохофора, 8 — велигер, 9 — личинка Pogonophora, 10 — цифонаут, 11 — актиотроха, 12 — личинка Ecardines, 13 — умбеллярия Testicardines, 14 — диплеврула, 15 — аурикулярия и бипиннария, 16 — долиопярия, 17 — офии- и эхиноплютеусы, 18 — торнария.

Личинки типа диплеврулы приспособлены не столько к активному плаванию, сколько к парению в толще воды; соответственно органы чувств и нервная система развиты у них не так хорошо, как у трохофоры. Только у торнарии, которая является развитым пловцом, имеется периманальное кольцо сильных локомоторных ресничек и довольно сложный апикальный орган с глазками. Но у личинок типа диплеврулы более сильное развитие получает питающий аппарат, который функционирует по типу „upstream collecting system“. Для выяснения причин, из-за которых эволюция диплеврулы протекала иначе, чем эволюция трохофоры, представляет интерес тот факт, что питающие аппараты актиотрохи, цифонаута и личинок Беззаконных брахиопод тоже имеют питающий аппарат типа „upstream“. Это наводит на мысль, что такой тип питания характеризует личинок тех животных, которым он присущ (или такой тип питания характерен для личинок тех животных, которым он присущ) и во взрослом состоянии. Ресничные щупальца актиотрохи и личинок Ecardines не имеют существенных отличий от таковых у взрослых Форонид и Брахиопод; у цифонаута щупальца нет, но очень вероятно, что ресничная перегородка, разделяющая атриальную полость на входную и выводную камеры и играющая важную роль в питании этой личинки, гомологична той кожной складке, на которой формируются щупальца актиотрохи, т. е. что у цифонаута функционирует зачаток дефинитивного питающего аппарата. Что же касается окаймленной ресничным шнуром окологотовой впадины диплеврулы, то можно предположить, что она тоже представляет собой зачаток питающего аппарата, который был свойствен предкам Deuterostomia, но, поскольку у современных Enteropneusta и Echinodermata

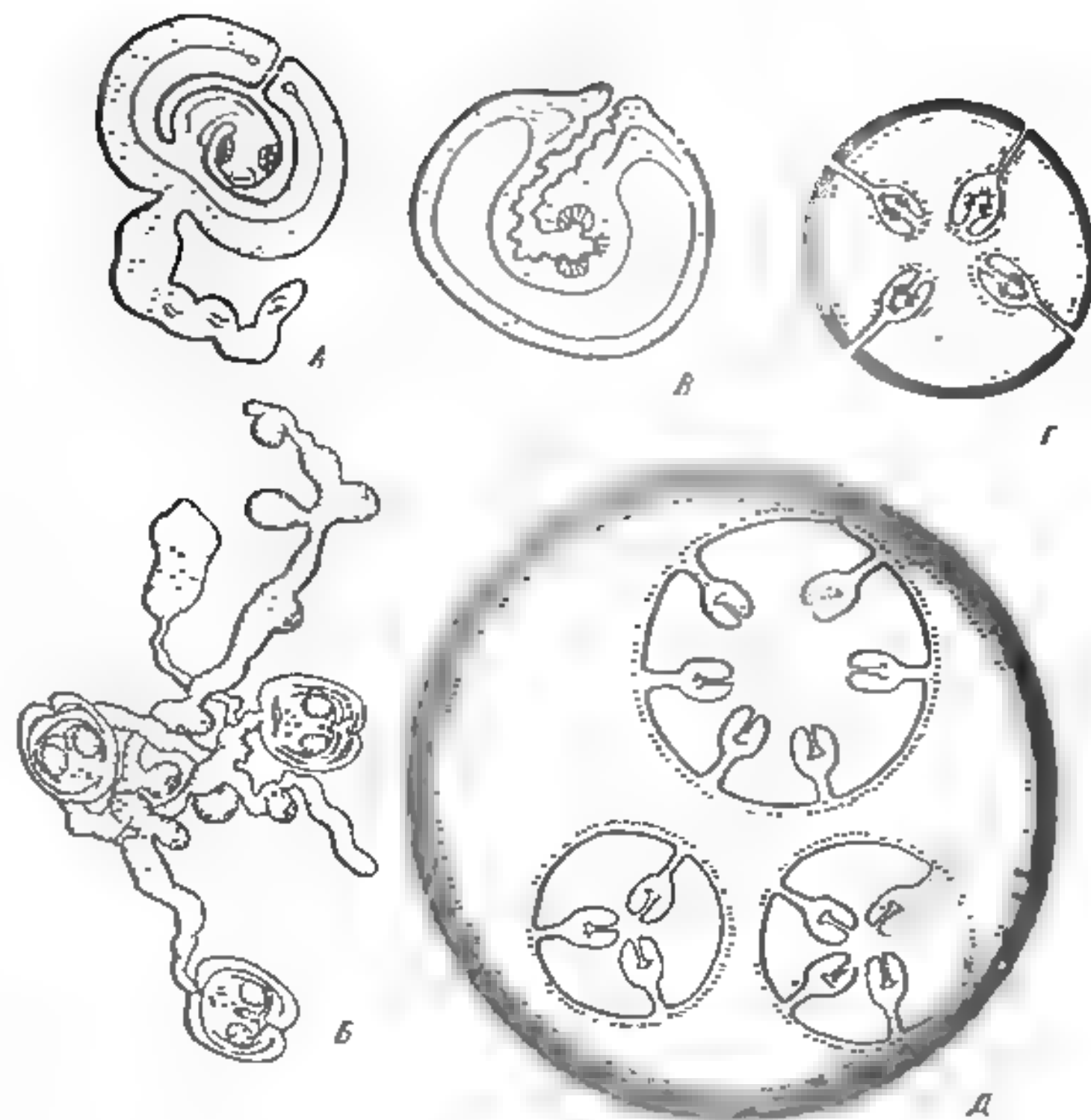


Рис. 186. Личинки Cyclophyllidae (по разным авторам).

А — цистицеркоид, Б — почкующийся цистицеркоид *Hymenolepis cantaniana*, В — цистицерк, Г — ценур, Д — гирдида (эхинококк).

образуется сколекс с присасывательными ямками, остальное тело плероцеркоида соответствует шейке взрослого червя. В теле окончательного хозяина (Млекопитающего) в области шейки начинается формирование проглоттид. Онкосферу и плероцеркоид можно считать вторичными личинками, а плероцеркоид есть ювенильная стадия, уже освободившаяся от личиночных органов — крючков и церкома.

У Ленточных червей из отряда Cyclophyllidae первичной личинки нет, так как начальные стадии постэмбрионального развития протекают в наземных условиях, и те клетки, которые у Псевдофиллид образуют ресничную мантию, у них превращаются в плотную скорлупку. Внутри этой скорлупки формируется онкосфера, которая освобождается после того, как яйцо будет заглочено промежуточным хозяином, которым у разных видов являются различные наземные животные. В теле промежуточного хозяина онкосфера переходит в стадию финны, которая представлена несколькими типами со специальными названиями (рис. 186). Так называемый цистицеркоид имеет форму пузыря, передняя стенка которого впячена внутрь; на дне этого впячивания находится сколекс, а сзади имеется удлиненный придаток — церкомер, на котором остаются личиночные крючки. В окончательном хозяине (Позвоночном) пузырь и церкомер отбрасываются, а из сколекса и шейки формируется стробил. У некоторых видов рода *Hymenolepis* на стадии цистицеркоида наблюдается бесполое размножение. Так, онкосфера *H. cantaniana* в промежуточном хозяине (в *Liuck Atoenius*) превращается в комок разветвленных тяжей, на которых образуются многочисленные пузыри со сколексами; в теле окончательного хозяина (в качестве

которого служат домашние и дикие Куриные) каждый сколекс дает начало стробиле.

Личинки типа цистицерка не имеют церкома, и сколекс формируется в них в вывернутом состоянии; многие из них тоже способны к бесполому размножению. В стенках так называемых ценуров закладывается по нескольку сколексов, а в гирдидах (у *Echinococcus granulosus*) формируются дочерние пузырьки с многими сколексами. Такое личиночное почкование обеспечивает множественное заражение хозяина.

Вторичные личинки имеются также у Gordacea и некоторых других Nematelminthes. Хотя постэмбриональное развитие Cephalopoda практически прямое, у некоторых видов из яиц выходят сильно недоразвитые членистые животные, которых тоже называют личинками.

Arthropoda

Стадии, соответствующей трохофоре Кольчатых червей, у Членистоногих нет, а из яиц выходят молодые животные, тело которых уже состоит из нескольких сегментов. Если при этом сохраняется функционирующая зона роста и количество сегментов продолжает увеличиваться, постэмбриональное развитие относят к типу анаморфоза, если же количество сегментов у новорожденного животного соответствует окончательному, постэмбриональное развитие характеризуют как эпиморфоз. Анаморфное развитие унаследовано Членистоногими от их аннелидных предков и потому является более примитивным; эпиморфоз возник как следствие дальнейшего прогресса эмбрионизации и стабилизации количества сегментов. Когда речь идет о Членистоногих, ювенильными принято называть только стадии с полным количеством сегментов, но это не совсем правильно, так как основные черты плана строения уже выражены у новорожденных животных. В процессе постэмбрионального развития происходят не только увеличение размеров тела и новообразование сегментов, но и более или менее значительные изменения формы тела и его придатков.

Так как кожные покровы Членистоногих выделяют на своей поверхности слой плотного хитина, который затрудняет рост и изменения формы тела, их постэмбриональное развитие сопровождается периодическими линьками. Линька — довольно сложный процесс: сначала частично растворяется и отслаивается старая кутикула, под которой выделяется новая нежная кутикула, затем старая кутикула сбрасывается, а новая уплотняется и темнеет. Стимулом к началу линьки служит присутствие в гемолимфе определенной концентрации гормона линьки (экдизона).

У Низших раков из яйца вылупляется науплиус — личинка, снабженная тремя парами конечностей: антеннами I, антеннами II и мандибулами (рис. 187, А). На брюшной стороне между основаниями антенн II находится ротовое отверстие. Кишечник состоит из передней, средней и задней кишки и завершается анальным отверстием на заднем конце. Нервная система состоит из надглоточного ганглия (в состав которого входят ганглии антеннальных сегментов), связанного окологлоточными коннективами с мандибулярным ганглием. На переднем конце находится непарный (науплиальный) глаз. Часто имеются органы выделения (антеннальные железы).

Наличие трех пар конечностей свидетельствует о том, что тело науплиуса состоит из трех сегментов, а сам он соответствует метатрохофоре Кольчатых червей. На заднем конце науплиуса находится зона роста, за счет которой происходит разрастание новых сегментов, т. е. наблюдается анаморфоз. После образования 4-го сегмента личинка называется метанауплиусом; соответственно различаются науплиальные и метанауплиальные сегменты. По мере увеличения количества

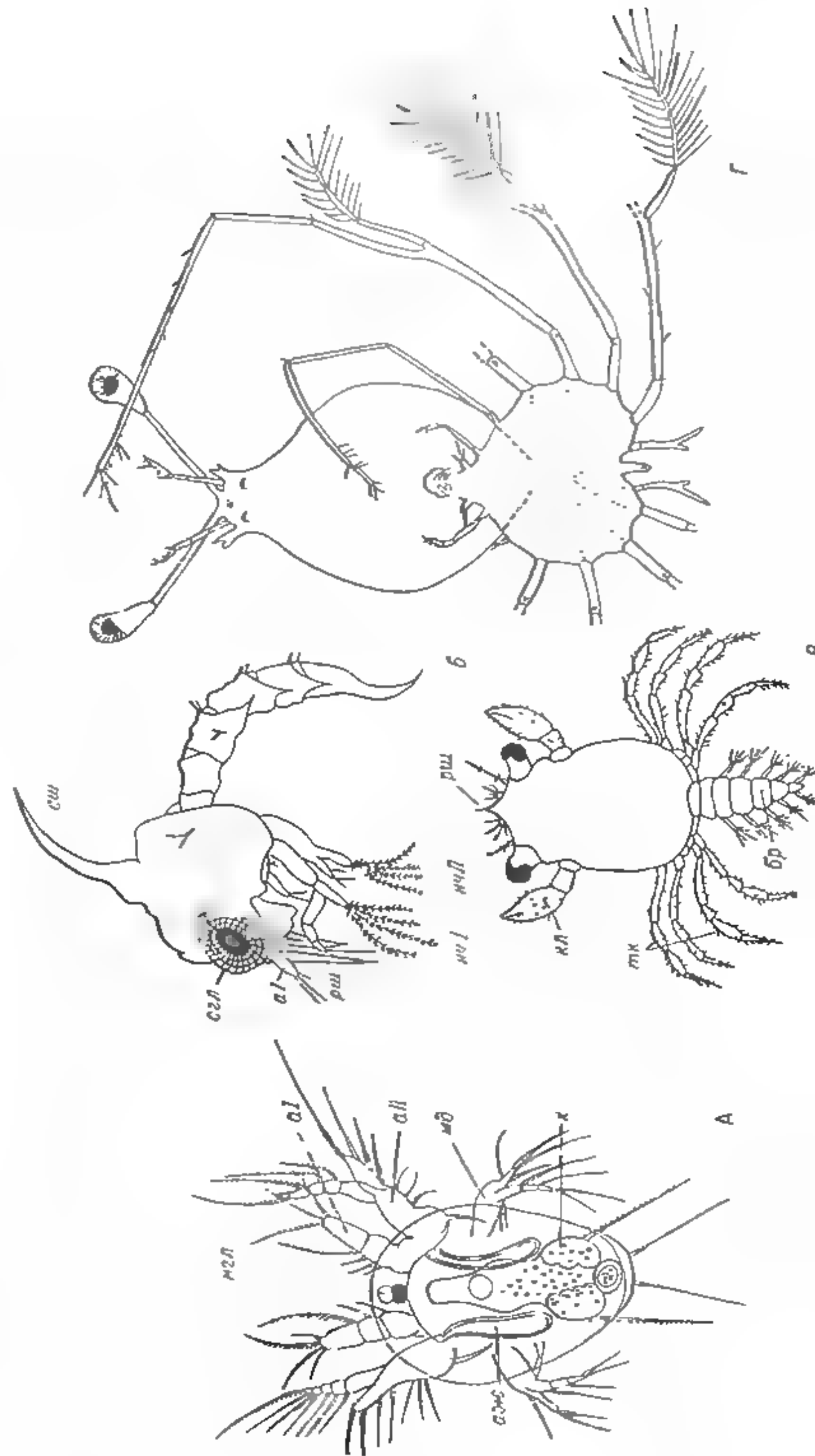


Рис. 187. Личинки ракообразных (по разным авторам).

А — науплиус Циклопа, Б и В — зоеа и мегалопа Краба, Г — филлосома Лангусты. а I и а II — антенны I и II, аж — анальный шип, бр — брюшко, к — конечность, кл — клешня, м I и м II — мандибулы I и II, мо — мандибула, н I и н II — ногочелюсти I и II, рш — рostrальный шип, слп — сложный глаз, сш — спинной шип, тк — терминальные конечности.

конечностей структура и функция ранее образованных конечностей изменяются. Так, науплиальные конечности сначала служат только для плавания, а потом антенны I и II становятся органами чувств, а мандибулы — ротовыми придатками. Но в общем метаморфоз большинства Низших раков протекает постепенно.

У некоторых Высших раков тоже имеется стадия науплиуса, но чаще из яйца выходит личинка с окончательным количеством сегментов, т. е. постэмбриональное развитие протекает по типу эпиморфоза. Однако во время эмбрионального развития наблюдается стадия, соответствующая науплиусу, — зародышевое пятно с зачатками трех пар конечностей и зоной роста (рис. 79, А). Деятельность зоны роста во время эмбриогенеза иногда называют скрытым анаморфозом. Интересно, что в зоне роста Высших раков содержатся телобласты (8 мезодермальных и 15–25 эктодермальных), от которых происходит мезодерма и эктодерма метанауплиальных сегментов. Отсутствие у Низших раков телобластов позволяет заключить, что телобласты возникли у Высших раков независимо от таковых Аннелид.

У Ракообразных часто возникают личиночные формы, обладающие различными специальными признаками. Так, для Десятиногих раков очень характерна зоеа, у которой уже имеются все сегменты, но в средней части тела конечностей еще нет (рис. 187, Б). Передний расширенный отдел тела, включающий в себя голову и часть грудных сегментов, несет пару сложных (фасеточных) глаз, а задний отдел имеет форму узкого придатка с одной парой конечностей (уроподиями) на последнем сегменте. Зоеа адаптирована к энергичному плаванию, причем ее задний конец действует как весло и как руль. За стадией зоеа следуют стадия метазоеа и мизидная стадия, последняя уже имеет зачатки конечностей на всех сегментах. У разных представителей отряда Decapoda мизидная стадия имеет различные характерные особенности и потому получила специальные названия мегалопы, филлосомы (рис. 187, В, Г), глаукотоз и др. Специализированные личиночные формы имеются и в других отрядах Ракообразных.

Более глубокие структурные изменения происходят при метаморфозе Усоногих раков (отр. Cirripedia), которые во взрослом состоянии ведут прикрепленный образ жизни (рис. 188). Науплиус Морского желудя (*Boletopus*) после нескольких линек достигает стадии циприсовидной личинки, названной так потому, что у нее имеется сильно развитый и сплюснутый с боков спинной щит, одевающий все тело. Пространство между телом и стенками спинного щита называется мантийной полостью. Циприсовидная личинка не питается, поэтому у нее ротовые органы сильно редуцированы, брюшко тоже развито слабо. Эта личинка некоторое время плавает с помощью грудных ножек, а затем прикрепляется к субстрату антеннами I, на конусах которых находятся прикрепительные диски и открываются протоки цементных желез. Сначала тело личинки располагается вертикально (головой вниз), а потом поворачивается брюшной стороной кверху. После этого питание животного возобновляется, причем пищевые материалы извлекаются из тока воды, создаваемого грудными конечностями. Кутикула циприсовидной личинки сбрасывается, а в новой кутикуле возникает несколько центров отложения извести и формируются пластинки, составляющие раковину, в которой заключено тело взрослого Балануса (Walley, 1969).

Еще более сложный („катастрофический“) метаморфоз прouдывают Корнеголо- вые раки (подотряд Rhizocephala), например паразитирующая в Крабах *Saccilina* (рис. 189). Долгое время *Saccilina* (и другие Rhizocephala, паразитирующие в Песчаных раках) считались самооплодотворяющимися гермафродитами. Лишь сравнительно недавно выяснилось, что это раздельнополые животные с резко выраженным половым диморфизмом, причем карликовые самцы являются эндопаразитами самок (раньше их принимали за семенники). Развитие женских особей Саккулины описано

Во время постэмбрионального развития масса тела Крылатых насекомых увеличивается в несколько тысяч раз, а во взрослом состоянии некоторые Насекомые почти или вовсе не питаются (например, Поденки). Поэтому считается, что основная функция незрелых стадий у Крылатых насекомых состоит в питании и росте, а функциями имаго являются расселение, которому способствует наличие крыльев, и размножение.

Личинки Pterygota отличаются от имаго не только размерами и зачаточным состоянием половой системы, но также отсутствием крыльев, а иногда и наличием морфологических признаков адаптивного характера (например, жаберных придатков у живущих в воде личинок). Для Hemimetabola (к которым относятся Поденки, Стрекозы, Прямокрылые, Тараканы, Тли, Клопы и др.) характерно, что личинки внешне похожи на взрослых Насекомых, но имеют другие пропорции тела. Внешне различимые зачатки крыльев обычно появляются после 1-й линьки, после чего стадии развития называются нимфами. По мере последующего роста, сопровождающегося линьками, пропорции тела постепенно приближаются к окончательным. Последняя линька (на имаго) связана с более значительными изменениями и заслуживает названия метаморфоза: крылья достигают полного развития, разворачиваются и начинают функционировать, а специальные личиночные органы (если таковые имеются) исчезают.

У Holometabola (т. е. Ручейников, Жуков, Блох, Бабочек, Сетчатокрылых, Перепончатокрылых и Двукрылых) личинки гораздо сильнее отличаются от взрослых насекомых. Часто они имеют более простую червеобразную форму, ротовые части относятся к более примитивному грызущему типу или недоразвиты, грудные конечности тоже имеют более простую форму или даже отсутствуют, а иногда, наоборот, имеются абдоминальные конечности (так называемые ложные ножки гусениц), зачатки которых у большинства Насекомых исчезают еще во время эмбрионального развития. Органы зрения представлены простыми глазками, которые заменяются фасеточными только во время метаморфоза. Зачатки крыльев остаются скрытыми под гиподермой. Как и при неполном превращении, могут быть специальные личиночные признаки адаптивного характера.

Личинки Holometabola растут и линяют, но не становятся похожими на имаго, а сохраняют все свои личиночные особенности. Предпоследняя линька приводит к стадии куколки, тело и конечности которой уже имеют дефинитивную форму, и появляются наружные зачатки крыльев (почему эту стадию тоже иногда называют нимфой). Куколка остается пассивной, она обладает очень ограниченной подвижностью и не питается. В результате последней линьки из куколки вылетает имаго. Все изменения внешней формы тела, особенно значительные при линьках на куколку и имаго, осуществляются благодаря активности гиподермы, ее дифференциальному росту и локальным различиям в структуре выделяемой ею кутикулы. Все эти изменения возможны только непосредственно после сбрасывания старой кутикулы (экдизиса). Нередко линьке предшествует усиление митотической активности, но у Holometabola в некоторых тканях клетки утрачивают способность делиться, значительно увеличиваются в объеме и становятся полиплоидными. У личинок Наездника *Nabro-brascon* клетки средней кишки становятся тетраплоидными, клетки жирового тела и мальпигиевых сосудов 16-плоидными, а клетки прядильных желез 40-плоидными (Grosch, 1950). Такой клеточный рост наблюдается в подлежащих уничтожению личиночных тканях. Но в теле личинки сохраняются также мелкие, продолжающие размножаться клетки — гистобласты, за счет которых формируются имагинальные органы и ткани. В гиподерме личинки имеются состоящие из гистобластов участки — имагинальные диски, из которых развиваются зачатки крыльев, сложные глаза, половых придатков и т. д. (рис. 191). У безгоновых личинок Мух на переднем конце имеется группа имагинальных дисков головы имаго. Размножение клеток

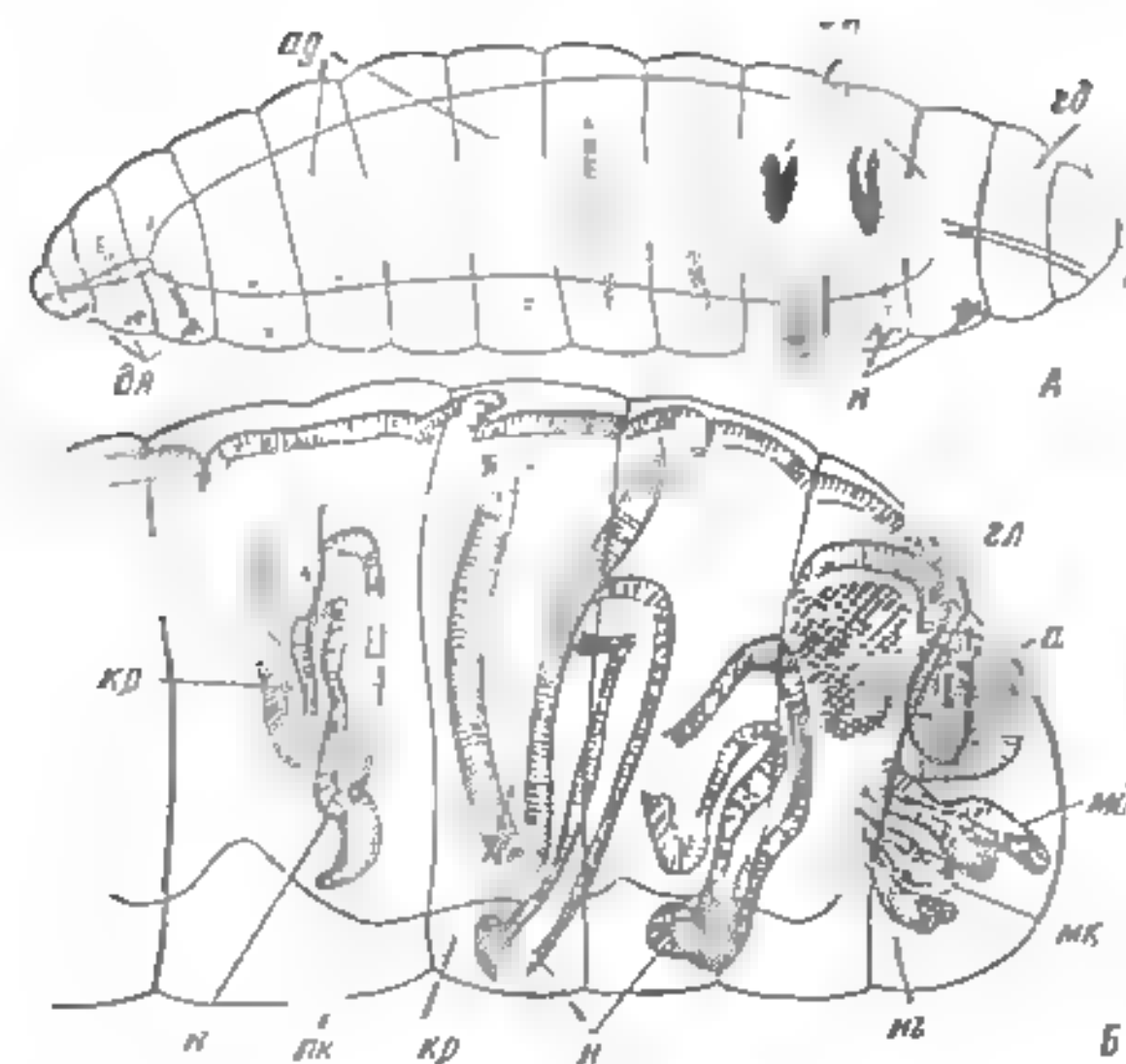


Рис. 191. Развитие имагинальных органов у Осы *Nasonia* (по: Tiegs, 1922).

А — личинка, Б — передний конец prepupки. аг — антенны, гд — абдоминальные диски, гд — головные диски, дл — зачаток глаза, дк — диск яйцеклада, кр — диски и зачатки крыльев, лк — личиночная кутикула, мд — зачаток мандибулы, мк — зачаток максиллы, н — диски и зачатки ног, н.з. — зачаток нижней губы.

имагинальных дисков происходит без связи с линьками, сами клетки остаются недифференцированными и не выделяют кутикулы. Имагинальные диски представляют собой в сущности задержавшиеся в развитии эмбриональные зачатки органов.

По степени обособленности от личиночной наружные диски лежат на поверхности дисков нескольких типов. Так называемые наружные диски лежат на поверхности дисков и выделяют кутикулу; к этой категории относятся зачатки крыльев у Насекомых с неполным превращением, которые в сущности еще не имеют характерных особенностей и имагинальных дисков. Диски свободного типа имеют форму складки гиподермы, лежащей под отслоившейся кутикулой; после линьки такой диск становится наружным. Погруженные диски располагаются на дне влячивания гиподермы (периподального мешка); если при этом вершина формирующегося органа направлена назад, диск называется обращенным (к этой категории относятся зачатки крыльев у многих Насекомых с полным превращением, — рис. 192). Если же имагинальный диск особенно глубоко погружен внутрь, а периподальный мешок образует тонкий длинный стебелек, как это наблюдается у Мух, он называется стебельчатым.

После линьки на куколку периподальные мешки раскрываются и зачатки органов выходят наружу. Механизм выворачивания имагинальных дисков изучен недостаточно. По некоторым данным, у Бабочки *Ephesia* имеются специальные мышцы, расширяющие отверстие периподального мешка (Köhler, 1932), в других случаях роль приписывается повышению внутреннего гидростатического давления (Cointell, 1964), но существует и предположение, что выворачивание имагинальных дисков происходит благодаря изменению формы (уплощению) составляющих их клеток (Fristrom, Fristrom, 1975; Mandaron et al., 1977).

Крылья развиваются следующим образом. Имагинальные диски крыльев

имаго. Аллэктомия вызывает у молодых нимф Палочника *Corysius* сокращение числа нимфальных линек и образование не достигшего полных размеров карликового имаго; пересадка прилежащих тел от молодых нимф к поздним увеличивает количество линек до 10 и приводит к развитию „гигантских“ взрослых Палочников. Частичная или полная задержка метаморфоза при имплантации прилежащих тел была получена у Клота *Rhodnius*, Саранчи *Iocusta*, Стрекозы *Aeschna*, Бабочек *Ephesia*, *Galleria*, *Antheraea*, Жука *Tenebrio* и других Насекомых.

Большинство исследователей полагает, что действие ювенильного гормона состоит в том, что он модифицирует реакцию клеток на экдизон. По мнению Уигглсуорта (Wigglesworth, 1964), ювенильный гормон поддерживает активность „личиночных“ генов, почему и сохраняются личиночные признаки, а Вильямс (Williams, 1969) полагает, что он задерживает дерепрессию „кукольных“ и „имагинальных“ генов.

После пассивного периода в начале кукольной стадии функция прилежащих тел возобновляется, но теперь их гормон стимулирует развитие половой системы и процессы вителлогенеза. Существует предположение, что гонадотропное действие гормона прилежащих тел является исторически первичным, а его ювенилизирующее влияние на личиночные клетки приобретено позднее.

Таким образом, регуляция постэмбрионального развития происходит у Насекомых на основе взаимодействия экдизона и ювенильного гормона. Деятельность желез, выделяющих эти гормоны, в свою очередь контролируется нервной системой, которая через органы чувств получает информацию о состоянии внешней среды и внутренних органов. Поэтому нейроэндокринная система обеспечивает не только нормальное течение метаморфоза, но и целесообразную реакцию на изменяющиеся внешние условия — наступление диапаузы, гетерогонию и появление крылатых и бескрылых особей у Тлей, полиморфизм у общественных Насекомых и т. д.

На основании того что у более примитивных Tracheata (Многоножек и Первичнобескрылых насекомых) постэмбриональное развитие характеризуется как прямое, можно сделать вывод, что метаморфоз Крылатых насекомых имеет вторичное происхождение. Однако конкретные пути его возникновения трактуются по-разному. Согласно теории, разработанной Берлезе (Berlese, 1913) и Ежиковым (1929), у Holometabola произошло вторичное обеднение яиц желтком, что послужило причиной преждевременного вылупления личинки из яйца. У Hemimetabola в типичном случае из яйца выходит имагоподобный организм, многие Жуки выходят из яйцевых оболочек на олигоподной стадии развития (т. е. после редукции зачатков абдоминальных конечностей), личинки Пилильщиков и гусеницы Бабочек, имеющие эти конечности, — на полиподной стадии, а личинки некоторых Перелопчатокрылых и Двукрылых — на еще более ранней протоподной или даже аподной стадии. Этот сравнительно-эмбриологический ряд можно рассматривать как стадии прогрессирующей дезэмбрионизации, которая приводит к появлению очень простых червеобразных личинок. Такие недоразвитые личинки вынуждены вести самостоятельную активную жизнь и потому приобрели признаки специализации. Так возникли настолько значительные различия в строении личинки и имаго, что для их устранения понадобилась стадия куколки, которая, по Ежинову, возникла в результате слияния нескольких нимфальных возрастов.

Теория Берлезе—Ежикова была в свое время очень популярна, но она имеет ряд слабых сторон. Ссылки на уменьшение количества желтка у Holometabola мало обоснованы, так как у них встречаются очень крупные, богатые желтком яйца, а у некоторых Hemimetabola яйца мелкие. Истинная дезэмбрионизация встречается только у паразитических форм (Захваткин, 1953а, 1953б). Кроме того, у некоторых Бабочек наблюдаются эмбриональные линьки, что указывает на эмбрионизацию одной или двух первых личиночных стадий (Поливанова, 1979).

Тем не менее теории Берлезе—Ежикова получила поддержку со стороны Новака

(Novák, 1959), который несколько модифицировал ее, исходя из данных физиологии развития. Вылупление личинок Holometabola на сравнительно ранней стадии развития объясняется не истощением запасов желтка, а началом выделений ювенильного гормона, из-за которого прекращается дифференциальный рост, лежащий в основе изменения формы тела и его придатков. Метаморфоз Holometabola Новак рассматривает как завершающую стадию эмбрионального морфогенеза, сдвинутую на конец постэмбрионального периода. Причиной возникновения метаморфоза он считает появление прилежащих тел — источника ювенильного гормона. Эти железы имеются лишь у немногих Apterygota, у которых они начинают функционировать поздно, а значение их гормона сводится к стимуляции развития яичников. Поэтому новорожденные Apterygota мало отличаются от взрослых. У Hemimetabola прилежащие тела начинают функционировать в конце эмбрионального или в начале постэмбрионального периода, а у Holometabola — на еще более ранней стадии, что имеет следствием выпупление личинки, задержавшейся на более ранней стадии морфологического развития. Эти соображения Новака интересны тем, что связывают эплюзию постэмбрионального развития с эволюцией эндокринной системы, которая его регулирует. Но причины и следствия он понимает неправильно. В процессе адаптивной эволюции физиологические механизмы индивидуального развития играют не вслух, а подчиненную роль — они возникают и видоизменяются лишь как средство достижения организмом состояния, адаптированного к определенным конкретным условиям существования.

Большинство современных энтомологов делают акцент на экологической стороне проблемы. По Гиярову (1957), предки Крылатых насекомых были почвенными животными и, подобно Многоножкам и Первичнобескрылым насекомым, проделывали все постэмбриональное развитие, которое было практически прямым, в почве; лишь на зрелой стадии они выходили для размножения и расселения на поверхность (что и послужило предпосылкой для развития крыльев). Затем у Hemimetabola появилась тенденция к более раннему переходу к открытому образу жизни, причем ранние стадии эмбрионизировались, а поздние нимфальные стадии уподобились взрослым насекомым (имагинализировались). У Holometabola ранние личиночные стадии остались скрытыми; развитию малоподвижных и даже безногих личинок способствовала также выработка у самок инстинктов, обеспечивающих откладку яиц в места, благоприятные для будущих личинок. Возрастающая экологическая и морфологическая дивергенция между личинкой и имаго привела к усложнению процессов метаморфоза и возникновению стадии куколки.

Завершая рассказ о постэмбриональном развитии Насекомых, можно сделать небольшую экскурсию в историю эмбриологии. По всей вероятности, в связи с развитием шелководства метаморфоз Насекомых был хорошо известен в Древнем Китае. Некоторое представление о нем имел и Аристотель, который полагал, что червеобразные личинки, достигнув определенных размеров, прежде чем завершить свое развитие, снова временно приобретают форму яйца (т. е. куколки, — см.: Нидхэм, 1947). Европейцы вторично открыли метаморфоз только в XVII в. Это открытие получило в духе того времени мистическую окраску; Свааммердам (Swammerdam, 1737) рассматривал метаморфоз как символ смерти и воскресения, а присутствие в куколке свернутых и плотно упакованных зачатков всех органов будущего имаго он использовал для обоснования теории преформации.

Chordata

У Хордовых первичные личинки не встречаются. Последние саялы этой онтогенетической стадии наблюдаются у Ланцетника, из яйца которого вылупляется нейрула, снабженная гуттиками. Эта личинка плавает около двух суток (процесс метаморфизации метациел в это время продолжается), после чего опускается на дно. Еще через

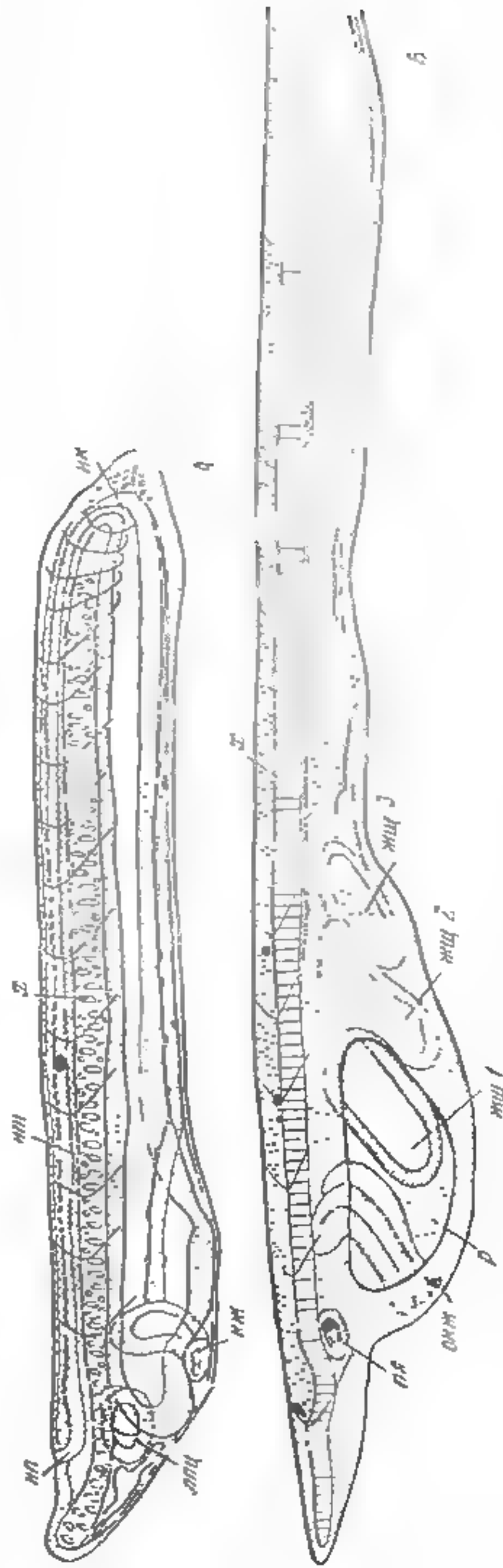


Рис. 193. Личиночные стадии Ланцетника (по: Hatschek, 1881b; Lankester, Willey, 1890).

А — ранняя личинка (до образования рта), Б — личинка с ротовым отверстием и тремя жаберными щелями. жщ (1, 2, 3) — жаберные щели, жж — колбообразная железа, лщ — левый передний щелевой канал, нк — нервно-кишечный канал, нл — нейротор, нт — нервная трубка, окж — отверстие колбовидной железы, па — преоральная ямка, р — рот, х — хорда.

5–6 дней ресничное движение сменяется мышечным, образуются ротовое и анальное отверстия (начинается питание) и первая жаберная щель (рис. 193). На начальных стадиях формирования жаберно-кишечного аппарата наблюдается резко выраженная асимметрия, которая проявляется в том, что ротовое отверстие прорывается на левой стороне, а жаберные щели и анальное отверстие — на правой стороне тела. Сперва на правом боку глотки образуется ряд так называемых первичных жаберных щелей, потом дорсальнее их появляется ряд вторичных жаберных щелей, после чего первичные щели сдвигаются на левый бок и происходит симметризация жаберного аппарата, а рот и анус занимают медианное положение. Последующие (третичные) жаберные щели развиваются как продолжение левого и правого рядов. Жаберные щели имеют сначала форму подковы, концы которой направлены к спинной стороне, а потом каждая подкова разделяется по перегибу на две части. Затем дорсальнее жаберных щелей появляются две прикрывающие их кожные складки, края которых срастаются на брюшной стороне; так возникает перифранхиальная полость (атриум), которая открывается наружу небольшим отверстием — атриопором. Постепенно завершается развитие и других органов.

Для объяснения временной асимметрии личинки Ланцетника было выдвинуто несколько гипотез. Ван Вай (Van Vijhe, 1913) связывает асимметрию с тем, что личинка плавает, вращаясь вокруг своей оси против часовой стрелки (если смотреть сзади), причем вода со взвешенными в ней пищевыми частицами пассивно попадает в глотку через открытый рот и выводится через жаберные щели. При таком механизме питания наиболее выгодным с функциональной точки зрения является положение рта на левой стороне, а жаберных щелей — на правой.

По мнению Вилли (Willey, 1894), асимметрия не связана с образом жизни самой личинки, а возникла из-за изменений организации взрослого животного. По предположению этого автора, рот занимал у предков Ланцетника, как у личинок Асцидий, медиодорсальное положение впереди от хорды. Но затем хорда стала выдвигаться вперед, помогая взрослому животному зарываться в песок, и оттеснила рот влево; вместе с ртом повернулась вокруг своей оси и глотка. Эта филогенетическая стадия нашла свое отражение в организации личинки. Близкие взгляды высказывал позднее Медавар (Medawar, 1951). Этой гипотезе противоречит то обстоятельство, что дорсальное положение рта у личинок Асцидий не является примитивным, оно возникло как приспособление, упрощающее происходящее при метаморфозе изменение в ориентации животного (см. ниже). Кроме того, эта гипотеза не объясняет, почему после того, как ротовое отверстие, описав дугу в 180°, заняло свое окончательное положение на брюшной стороне, глотка не последовала за ним, а вернулась в свое первоначальное положение — эндостилем к брюшной стороне. Это последнее замечание относится к представлениям Малахова (1977), который полагает, что возникновение типа Хорик сопровождалось инверсией дорсовентральной осей и что левостороннее поположение рта у личинки Ланцетника отражает промежуточную стадию его миграции с первичной брюшной стороны на вторичную брюшную (бывшую спинную) сторону.

Палеонтолог Гислен (Gislén, 1930) тоже пытается объяснить личиночную асимметрию Ланцетника историческими причинами и использует ее для обоснования своей гипотезы происхождения Хордовых от вымерших в Палеозое близких к Иголкожам животных — Карпоидея. Более древние Карпоидеи из отряда *Cornuta* имели уплощенное асимметричное тело, снабженное подкожным скелетом из кальцитовых виастинок. Оно состояло из расширенного переднего отдела (теки) и узкого членистого стебелька. Предполагается, что эти животные лежали на дне и передвигались, отталкиваясь от грунта (или цепляясь за него) стебельком. У переднего края теки находилось отверстие, которое, по предположению Гислена, служило одновременно и ртом, и анусом. Вдоль левого края теки на верхней стороне имелся ряд отверстий (костурнопор), которые трактуются как жаберные щели. Согласно гипотезе Гислена,

кишечник имел у Карпюней петлеобразную форму, рот и анус сначала лежали недалеко друг от друга, но затем ротовое отверстие исчезло, а его функцию взяли на себя анус. (Такая субституция никак не оправдана с функциональной точки зрения и вызывает сомнения в правильности идентификации отверстий). Асимметрию одного из представителей *Cornuta* (*Coturnocystis*) Гислен сравнивает с таковой личинки Ланцетника и заключает из этого сравнения, что рот Ланцетника унаследован им от *Coturnocystis* (т. е. соответствует первичному анальному отверстию); амбулакральный бороздчик, которая вела к исчезнувшему первичному рту, погрузилась под кожу и превратилась в нервную трубку, а на месте первичного ротового отверстия, оказавшегося из-за удлинения тела Ланцетника и выпрямления его кишечной трубки на заднем конце, образовался нервно-кишечный канал. Хорда развилась из амбулакрального канала, проходившего под амбулакральной бороздкой, и является гомологом гидроцеля. Анальное отверстие Ланцетника образовалось из последней жаберной щели левого ряда после начала симметризации. При этом Гислен упускает из виду, что левый ряд жаберных щелей Ланцетника хотя и развивается раньше правого, но закладывается на правой стороне тела. Как можно видеть, все рассуждения Гислена малоубедительны и, несмотря на привлечение палеонтологических данных, не вносят ясности в рассматриваемые морфологические проблемы.

По-видимому, самым простым и правдоподобным является предположение Мак Брайда (Mac Bride, 1909), что в эволюции Асгалла была стадия, когда эти животные лежали или скользили по дну на левом боку, что с функциональной точки зрения вполне убедительно объясняет смещение рта на левую (нижнюю) сторону, а жаберных щелей и ануса — на правую (верхнюю) сторону. Позднее образ жизни Занцетника изменился и произошла симметризация тела, но в онтогенезе сохранилась асимметричная стадия.

У Асцидий выплывание из яйца приурочено к еще более поздней морфологической стадии развития. Личинки Асцидий лецитотрофы и до конца метаморфоза не питаются. Тело личинок разделяется на расширенный туловищный отдел и более узкий хвост (рис. 194, А). В туловищном отделе сосредоточены зачатки всех definitivaльных органов, личиночный и нервный ганглий и органы прикрепления. Хвост играет роль покомоторного придатка и разрушается при метаморфозе, но именно в нем яснее всего выражен план строения Хордовых (рис. 194, Б). По оси хвоста проходит упругая хорда, по сторонам от которой располагаются две мышечные ленты; дорсальные хорды тянется нервная трубка (или нервный тяж без просвета), а под хордой находятся энтодермальные клетки, представляющие собой последние остатки хвостовой кишки. В туловищный отдел заходит только самая передняя часть хорды, а мышечные ленты целиком помещаются в хвосте. Эпидермис личинки выделяет поверхностный слой туники, которая образует дорсальный и вентральный хвостовые плавники. У личинок Асцидий из отряда Aplousobranchiata хвост повернут вокруг своей оси на 90°, поэтому плавники занимают горизонтальное положение, нервная трубка лежит слева от хорды, а рудимент хвостовой кишки — справа. Причины скрученности хвоста пока не получили удовлетворительного объяснения.

Хорда и мышечные ленты состоят из небольшого количества клеток, что объясняется ранним прекращением деления в зачатках этих органов. Количество клеток хорды всегда приближается к 40, а количество мышечных клеток варьирует у разных видов в более широких пределах: у *Dendrodoo grossularia* в каждой нейте насчитывается по 20–22 клетки (Казас, 1940), у *Amaroucium constellatum* – приблизительно по 80 (Grave, 1921); а у *Distaplia occidentalis* – около 1500 (Cavey, Cloney, 1976). Когда мышечных клеток не очень много, они располагаются в один слой, так что на поперечном сечении хвоста с каждой стороны можно видеть только 3–4 клетки. В периферическом слое цитоплазмы этих клеток располагаются поперечно-исчерченные миофибриллы. Между концами миофибрилл смежных клеток устанавливаются специализи-

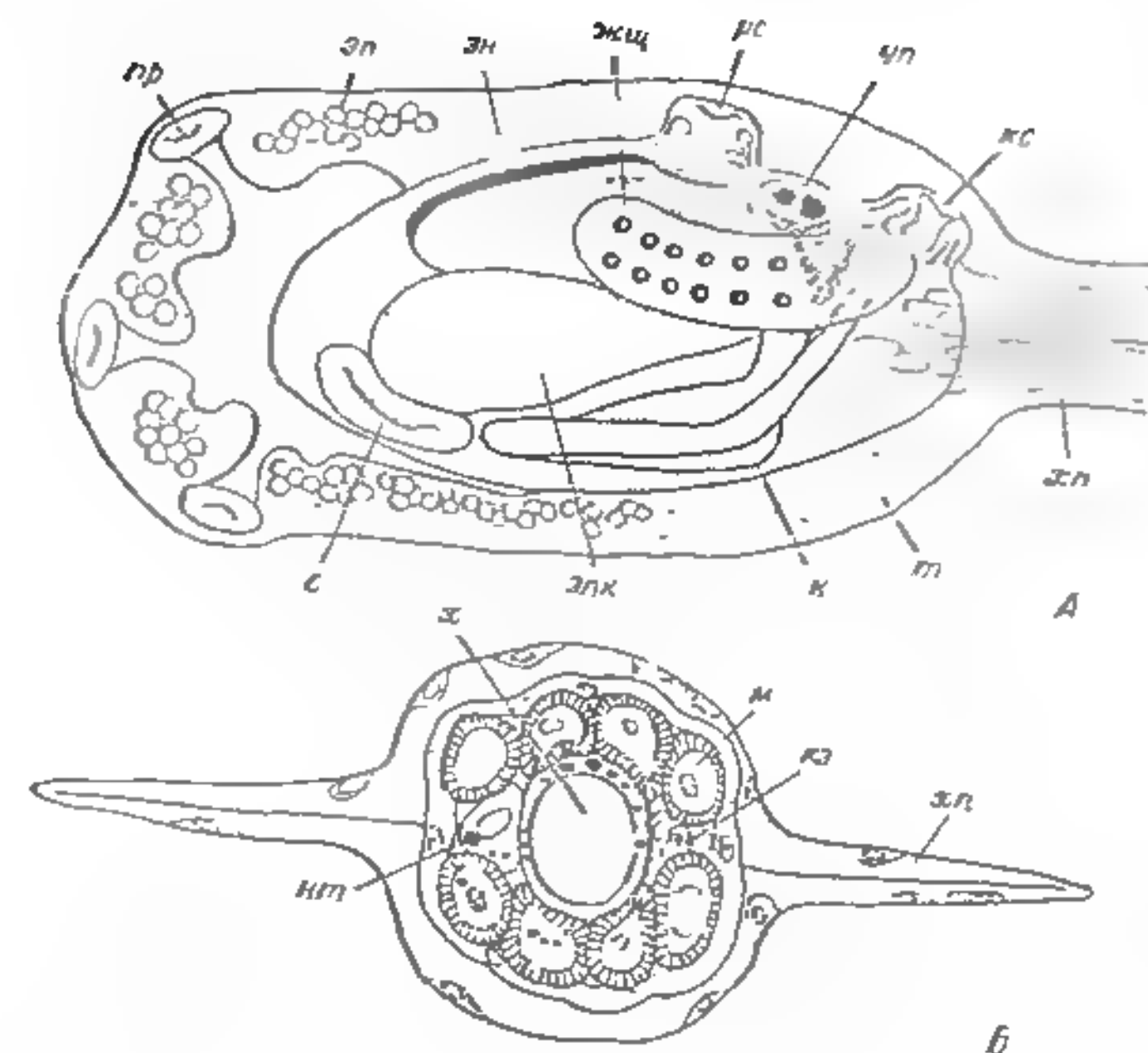


Рис. 194. Внешний вид личинки (А) и поперечный разрез через личиночный хвост (Б) *Amatocystis constellatota* (по: Grave, 1921).

жц — жаберные щели, к — кишка, кс — клоакальный сифон, кэ — каудальная энтодерма, м — мышечные клетки, нт — нервная трубка, пр — прикрепительный сосочек, рс — ротовой сифон, с — сердце, т — туника, х — хорда, хп — хвостовой плавник, чп — чувствительный пузырек, эк — энто-
стиль, эл — эпителиальные пузырьки в тунике, элк — эпикард, заполненный желтком.

рованные соединения, и создается впечатление, что мнгофбриллы переходят из клетки в клетку, не прерываясь.

Хвостовой отдел нервной трубки (или соответствующий нервный тяж) не содержит нервных клеток, но по нему проходят отходящие от церебрального ганглия двигательные и сенсорные нервы (Cavey, Cloney, 1972; Mackie, Bone, 1976; Cloney, 1978).

Расположение зачатков в туловищном отделе личинки по сравнению с таковым у типичных Хордовых очень сильно нарушено, так как оно уже предваряет расположение органов у взрослых Асцидий, изменившееся из-за сидячего образа жизни. Ротовое отверстие (ротовой сифон) располагается на спинной стороне личинки, только у *Clavelina* оно находится почти на переднем конце личинки (что, по-видимому, следует считать примитивным признаком). Позади ротового сифона, тоже на спинной стороне, располагается и клоакальный сифон. Ротовой сифон ведет в глотку (жаберную полость), за которой следуют пищевод, желудок и тонкая кишка; последняя открывается в клоаку. Кишечный канал имеет петлеобразно изогнутую форму.

Клоака развивается у Асцидий путем слияния двух перибранхиальных полостей. В простейшем случае из боков зародыша образуются два эктодермальных впячивания, которые вступают в сообщение с глоткой через жаберные щели. У личинки *Stolidia* перибранхиальные полости открываются наружу двумя независимыми отверстиями, но на более поздних стадиях постэмбрионального развития оба отверстия соединяются друг с другом и образуют непарный клоакальный сифон. У большинства Асцидий

клоакальный сифон развивается гораздо раньше, а иногда и способ его формирования несколько изменяется. Так, у зародышей *Stolidobranchiata* на спинной стороне образуется непарное впячивание эктодермы, глубокая часть которого раздваивается и охватывает глотку с боков двумя перибранхиальными полостями; по-видимому, это более рациональный путь развития. Эти эмбриологические данные показывают, что перибранхиальные полости Асцидий не гомологичны одноименному органу Ланцетника.

Пичинки Асцидий обычно уже имеют 2—3 пары, а иногда и несколько рядов жаберных щелей. Развитие жаберных щелей у разных видов протекает по-разному. У некоторых одиночных Асцидий (*Ciona*, *Molgula* и др.) сначала образуются три пары подковообразных первичных протостигм, в результате деления которых с каждой стороны глотки оказывается по 6 вторичных протостигм. Последние в свою очередь делятся и превращаются в полеречные ряды дефинитивных жаберных щелей. Дальнейшее увеличение количества рядов жаберных щелей в каждом ряду происходит путем деления уже имеющихся щелей или путем возникновения независимых перфораций. В результате получается сложная жаберная решетка. Описанная выше основная схема развития жаберных щелей подвергается различным вторичным изменениям, на которых не стоит задерживаться (см.: Brien, 1948; Иванова-Казас, 1978).

Около сифонов скапливаются мезенхимные клетки, из которых развиваются сфинктеры. Часть мезенхимных клеток дифференцируется в форменные элементы крови (Иванова-Казас, 1948б). Сведения о развитии сердца довольно противоречивы. По одним данным, зачаток сердца образуется из выпячивания брюшной стенки глотки или отделяется от нее путем деляминации, по другим, он развивается из скопления мезенхимных клеток или же из общеглоточного зачатка с эпикардом. Возникший тем или иным путем зачаток сердца имеет сначала форму перикардального пузырька, потом стенка пузырька образует желобообразное впаивание, края желобка смыкаются и получается двуслойная, открытая на концах трубка. Во внутреннем впаивающемся слое клеток появляются миофибриллы; именно этот внутренний клеточный слой и является сердцем, а наружный слой клеток образует околосердечную сумку, т. е. собственно перикард. Очень вероятно, что перикардальный пузырек Асцидий гомологичен протоцеллю других Deuterostomia (Иванова-Казас, 1988а, 1991).

У личинок многих Асцидий уже имеется и зачаток эпикарда. Эпикард развивается из двух выпячиваний заднебрюшной стенки глотки. У личинки *Aptogoniscium* зачатки эпикарда имеют форму двух толстостенных складок, в клетках которых заключено большое количество желтка. У взрослых Асцидий эпикардимальные трубки часто срастаются и образуют непарный орган. Функции эпикарда разнообразны, у *Sipunculus* он сильно разрастается, вытесняет первичную полость тела и образует так называемую перивисцеральную полость. Поэтому Беррилл (Berrill, 1950a, 1955) считает эпикарды целомическими образованиями, а Мак Брайд (Mac Bride, 1914a) предполагает их гомологию воротничковым целомам Enteropneusta. Эта точка зрения представляется достаточно аргументированной (см.: Иванова-Казас, 1988a, 1995). У некоторых Асцидий эпикард играет важную роль в процессах бесполого размножения, которое нередко начинается еще у личинки.

Хотя у взрослых Асцидий нервная система имеет очень простое строение, у личинки она отличается довольно большой сложностью. Заключенный в туловищном отделе передний конец нервной трубки утрачивает просвет и образует массивный церебральный ганглий, от которого отходят нервы в хвост и к органам прикрепления. С церебральным ганглием тесно связаны специализированные личиночные органы чувств. Справа к церебральному ганглию примыкает чувствительный (церебральный) пузырек, содержащий орган равновесия — статоцит — и фоторецепторы. Статоцит чаще всего состоит из одной клетки, которая вдаётся в полость чувствительного пузырька и связана с его стенкой только узкой ножкой. Внутри статоцита

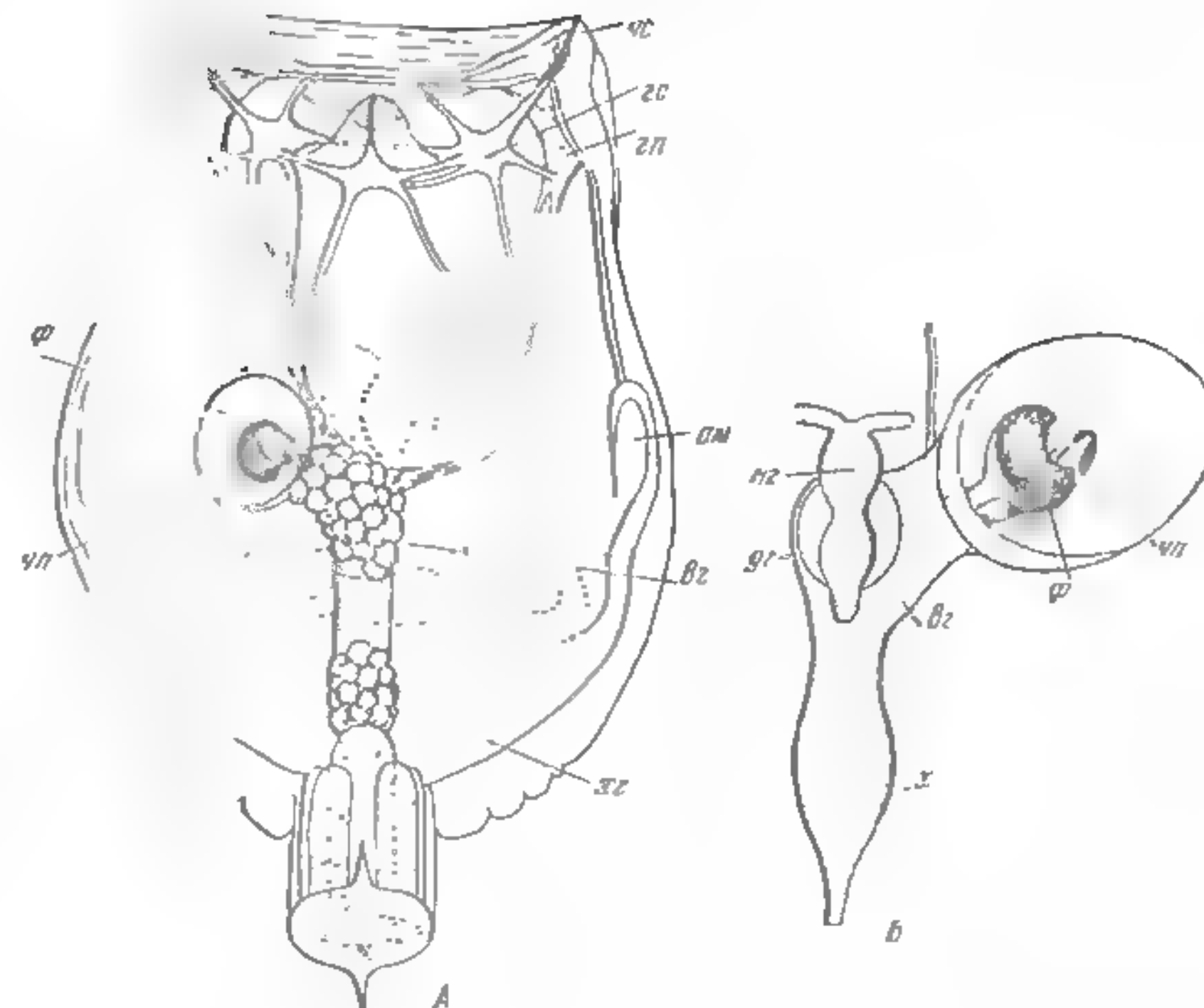


Рис. 195. Нервная система личинки *Botryllus niger* (по: Stave, 1934).

Рис. 195. Нервная система личинки *Vogelia nigr* (по С. Баттлеру). А — вид с брюшной стороны, Б — вид со спинной стороны, ам — эпидермальная ампула, вг — висцеральный ганглий, гл — ганглий прикрепительного аппарата, гг — ганглий чувствительного сосочка, ф — фотолит, хг — хвостка, дг — зачаток дефинитивного ганглия, нг — нейрогенофизарный канал, ф — фотолит, хг — хвостка, дг — зачаток дефинитивного ганглия, нг — нейрогенофизарный канал, пп — чувствительный пузырек, ес — моторный ганглий (моторный центр висцерального ганглия), пл — чувствительный сосочек.

содержится плотное скопление пигмента, которое играет роль статолита. Изменения в положении статолита воспринимаются лежащими у его основания окончаниями чувствительных клеток (Воронцова, 1985; Torgense, 1986).

В стенке чувствительного пузырька находится также непарный глаз, который состоит из одной чашеобразной пигментной клетки, лежащих перел ней трех клеток со светопреломляющими включениями (линз) и нескольких ретинальных клеток, которые лежат позади пигментной чаши. Отростки ретинальных клеток проходят сквозь стенки пигментной чаши, а их светочувствительные окончания оказываются в ее полости под линзами (Eakin, Kuda, 1971; Barnes, 1974). Но встречаются и глазки иного строения.

Наибольший интерес представляет комбинированный орган чувств (фотолит), встречающийся у личинок Botryllidae и некоторых Styelidae. Этот орган отличается от обычного статоцита тем, что его статолит имеет глубокую выемку, в которую входят светочувствительные остростки клеток, тела которых лежат в стенках церебрального пузырька (рис. 195). У личинок Molgulidae и некоторых Styelidae органы зрения отсутствуют. У некоторых видов Sycosoa (сем. Polysitondee) тоже встречаются личинки, не имеющие глазка, а у представителей рода *Pseudoclavella* наблюдается тенденция к редукции статоцита (Kott, 1990).

Многие авторы пытались уложить все разнообразие личиночных органов зрения и равновесия в единую эволюционную схему (Garstang, Garstang, 1928; Grave, Riley, 1935; Ворошкова, Малахов, 1982в, 1984, и др., — см.: Иванова-Казас, 1995), но ни одна из этих попыток не может быть признана вполне успешной. По-видимому, ближе всего к решению этой проблемы подошли Грейв и Райли (Grave, Riley, 1935), по мнению которых первичным и наиболее постоянным органом чувствительного пузырька является статоцит, а фоторецепторы появились позднее и независимо в разных группах, чем и объясняется разнообразие их строения.

В связи с рассматриваемой проблемой представляют интерес некоторые факты, касающиеся развития личиночных органов чувств у *Holocynthia roretzi*. Обе пигментные клетки (статоцит и меланоцит глаза) происходят от двух передних анимальных бластомеров 8-клеточной стадии. Сначала они располагаются симметрично и обладают равными потенциями, и только на стадии хвостовой почки в результате „нервного взаимодействия“ их судьба определяется окончательно. Этот вывод сделан на том основании, что при разрушении одного меланоцита развитие оставшегося всегда идет по „доминирующему пути“ и он входит в состав глаза (Nishida, Saton, 1989).

Симметричное происхождение обоих меланоцитов и их первоначальная эквивалентность наводят на мысль, что в эволюционном прошлом личинки Асцидий имели два латеральных глаза и лишь позднее один из них преобразовался в орган равновесия. Первое затруднение, с которым встречается эта гипотеза, состоит в том, что у личинок некоторых Асцидий, несмотря на отсутствие глаза, статоцит имеется. Поэтому приходится предположить, что в эволюции этих личинок одновременно с редукцией глаза произошли и изменения в „механике развития“ статоцита.

Сложнее преодолеть другое затруднение, заключающееся в том, что личиночные фоторецепторы Асцидий очень разнообразны по своей структуре и не могут быть сведены к единой схеме. Так, например, фотолит, который на первый взгляд представляет эволюционную стадию перестройки глаза в статоцит (или наоборот), на самом деле представлять эту стадию не может, так как его световоспринимающий аппарат устроен по инвертированному типу, а глаза большинства личинок относятся к неинвертированному типу. По-видимому, эволюция личиночных органов чувств у Асцидий была более сложной (см.: Иванова-Казас, 1995).

Сравнительно недавно благодаря успехам электронной микроскопии в церебральном ганглии личинок Асцидий был обнаружен еще один орган, который по имени описавшего его автора можно назвать органом Дилли (Dilly, 1969). Этот орган представляет собой группу клеток, похожих на так называемые коронковые клетки (coronai cells) сосудистого мешка Рыб. Такое название эти клетки получили из-за расположенной на их апикальном конце „короны“, состоящей из шаровидных придатков (глобул), но у соответствующих клеток Асцидий имеется только одна глобула. В шейке, соединяющей глобулу с телом клетки, различается центриоль и 9 пар микротрубочек, из чего можно заключить, что глобула является видоизмененной ресничкой. Внутри глобулы имеется клубок извитых канальцев с диаметром около 1 мкм. Детали строения органа Дилли у личинок разных видов варьируют.

Функция органа Дилли пока не ясна. Сам Дилли считал его светочувствительным органом, а Икин и Купа (Eakin, Kupa, 1971) решили, что это рецептор гидростатического давления. Сходный орган найден и у Аппендикулярий (Olsson, 1975), но у Ланцетника ничего похожего нет. Предполагается, что орган Дилли Оболочников гомологичен сосудистому мешку Рыб, а церебральный пузырек соответствует 3-му желудочку мозга Позвоночных.

Все описанные выше части нервной системы являются личиночными структурами и во время метаморфоза подвергаются гистолиту. Зачаток дефинитивного ганглия представлен группой клеток, тесно связанной с прилегающей к личиночному мозгу

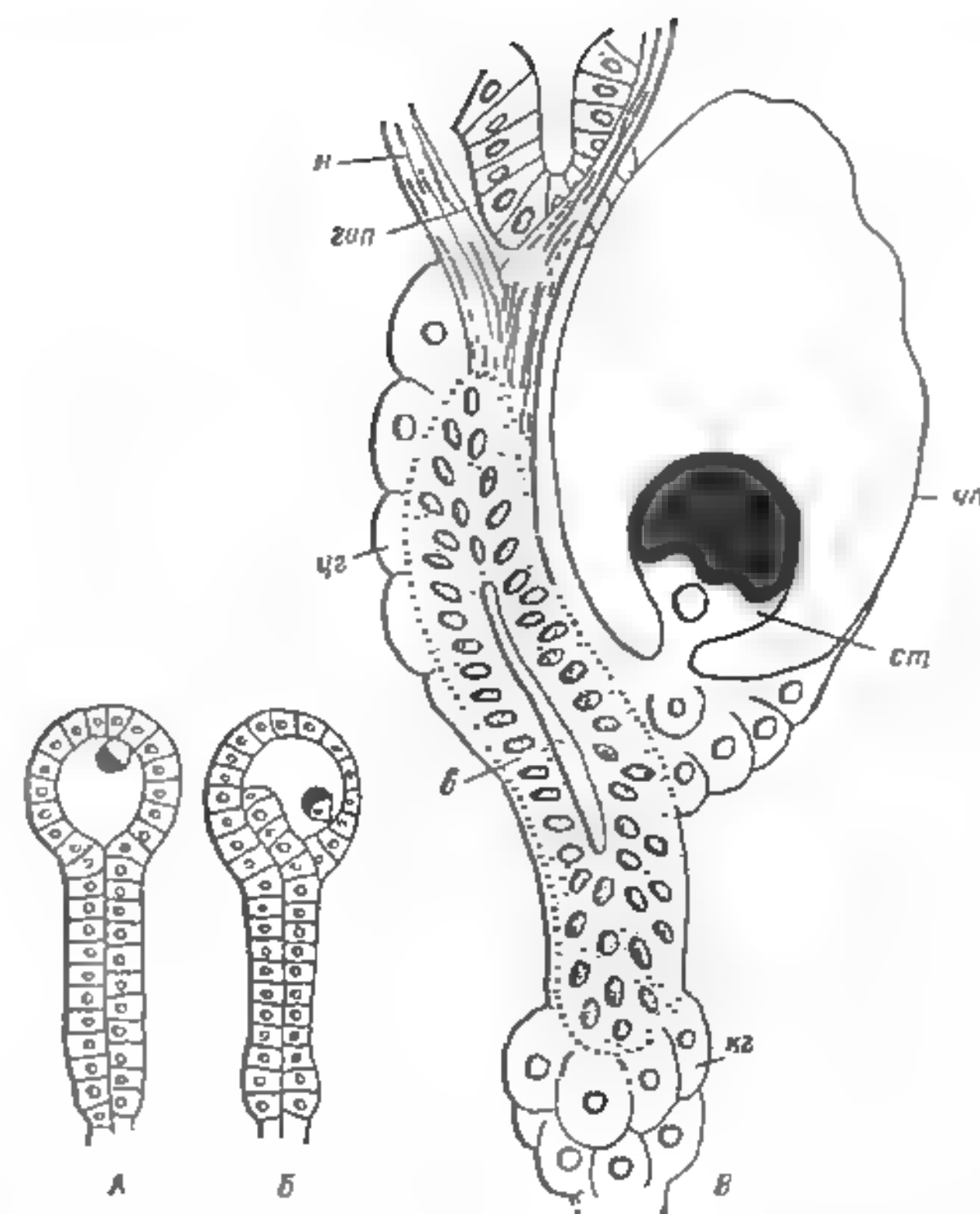


Рис. 196. Развитие центральной нервной системы у личинки *Dendrodoa grossularia* (по: Казас, 1940). А и Б — две стадии развития чувствительного пузырька, В — центральная нервная система личинки. в — воронка, гуп — гифофиз, кз — каудальный ганглий, н — нерв, направляющийся к прикрепительному аппарату, ст — статоцит, цг — церебральный ганглий, чп — чувствительный пузырек.

нейральной железой. Эта железа открывается в переднюю часть глотки ресничным каналом, который называют гифофизарным, так как существует предположение, что нейральная железа гомологична гифофизу Позвоночных. В развитии вейрального комплекса наблюдаются некоторые вариации. По описанию большинства старых авторов, чувствительный пузырек образуется как правостороннее расширение передней части нервной трубки, а самая передняя (пренеребральная) ее часть становится гифофизарным каналом. Однако у *Botrylloides* (по: Garstang, Garstang, 1928) передний конец нервной трубки рвщепляется продольно на дорсальную часть — гифофизарный канал — и вентральную пренеребральную лопасть, которая вскоре исчезает, а лежащая сзади часть нервной трубки дает всю остальную нервную систему личинки. Еще один вариант развития нейрального комплекса наблюдается у *Dendrodoa*: у зародыша этой Асцидии передний конец нервной трубки образует расширение — зачаток церебрального пузырька, в котором уже лежит статоцит. Затем нервная трубка изгибается в фронтальной плоскости таким образом, что церебральный пузырек оказывается справа (рис. 196, А, Б). Большая часть клеток, составляющих стенки чувствительного пузырька, становятся личиночными нервными клетками, они рано перестают делиться и остаются крупными и немногочисленными. Но к формирующемуся церебральному

ганглию слева и с дорсальной стороны примыкает короткая, слегка изогнутая трубка, состоящая из мелких недифференцированных и продолжающих делиться клеток. Это зачаток нейрональной железы (воронка) и, возможно, остаток постцеребрального отдела нервной трубки. Одновременно в стенке глотки образуется направленное назад выпячивание, дно которого упирается в церебральный ганглий (рис. 196, В). Во время метаморфоза это выпячивание соединяется с зачатком нейральной железы и образует гипофизарный канал. Из разрастания стенки нейральной железы развивается definitivoный ганглий (Казас, 1940).

На переднем конце личинки находится прикрепительный аппарат, строение которого подробно рассматривается в сводке Клони (Cloney, 1978). Обычно он состоит из трех сосочков, которые располагаются треугольником (один медиовентрально и два — латерально), реже (в сем. Polyclinidae) — медианным рядом. У личинок *Styela* и *Phallusia* (отр. Phlebobranchiata) эти сосочки имеют простую коническую форму и выделяют клейкий секрет. Сначала личинка просто прилипает к субстрату, а окончательное прикрепление осуществляется с помощью туники, которая как бы растекается по субстрату. У личинок Aplousobranchiata прикрепительные сосочки имеют более сложное строение. Они сидят на пузыревидных или трубчатых выпячиваниях переднего эпидермиса (см. рис. 194, А) и имеют форму диска или чаши. У личинок *Distaplia occidentalis* и *Diplosoma macdonaldi* (по: Cloney, 1978) на дне чаши находится конический выступ (собственно сосочек), в котором различаются клетки 9 различных типов (хемо- и механорецепторы, железистые клетки, эпителиально-мышечные и др.). При контакте с подходящим субстратом дно чаши выпячивается, осевой сосочек приклеивается и начинает сокращаться, подтягивая личинку к субстрату. Все сосочки действуют одновременно, предполагается, что импульсы для их выпячивания исходят от церебрального ганглия. Иначе устроен и функционирует прикрепительный аппарат у личинок Botryllidae. У них сосочки являются прежде всего органами чувств и снабжены собственными ганглиями (см. рис. 195, А), но между ними натянута перепонка, состоящая из вещества туники, которая ограничивает треугольную вогнутость, функционирующую как присоска. По ходу нервов, связывающих сосочки друг с другом и церебральным ганглием, находятся еще два ганглия (Grave, 1934). Кроме того, у личинок Botryllidae и Styelidae имеются так называемые ампулы — направленные вперед выпячивания эпидермиса, которые располагаются в средней части туловища личинки кольцом. У *Botryllus* имеется 8 ампул, у *Botrylloides* и *Dendrodoa* — около 30. После первого прикрепления личинки эти ампулы радиально распространяются по субстрату и выделяют тунику (рис. 197). За счет ампул потом образуются сосуды туники взрослой асцидии. Эпидермальные ампулы, не имеющие такого правильного расположения, встречаются и у других личинок; у Molgulidae никаких органов прикрепления, кроме ампул, нет.

Сравнительно просто, но своеобразно устроены органы прикрепления у *Clavelina* (рис. 198, А). От брюшной стороны личинки вперед отходит большой эпидермальный вырост, разделенный на переднем конце на три лопасти. Эпителий лопастей утолщен и выделяет клейкий секрет. Остается неясным, соответствуют ли эти лопасти сосочкам или ампулам других личинок.

Степень развития definitivoных органов к моменту выхода личинки из яйцевой оболочки варьирует очень сильно (от чего зависит и время, которое требуется для завершения метаморфоза). У некоторых видов (*Botrylloides*, *Distaplia*, *Hypsistozoa*) на стадии личинки уже начинается подготовка к бесполому размножению; в туловищном отделе личинки *Diplosoma listerianum* содержатся тела двух почти полностью сформированных индивидов — оозоида и бластоооида (Конописцева, 1975). Тем не менее эти личинки лецитотрофны, их сифоны закупорены веществом туники, так что циркуляция воды через глотку и питание невозможны. Основными биологическими функциями личинки являются расселение и выбор места для прикрепления, чем

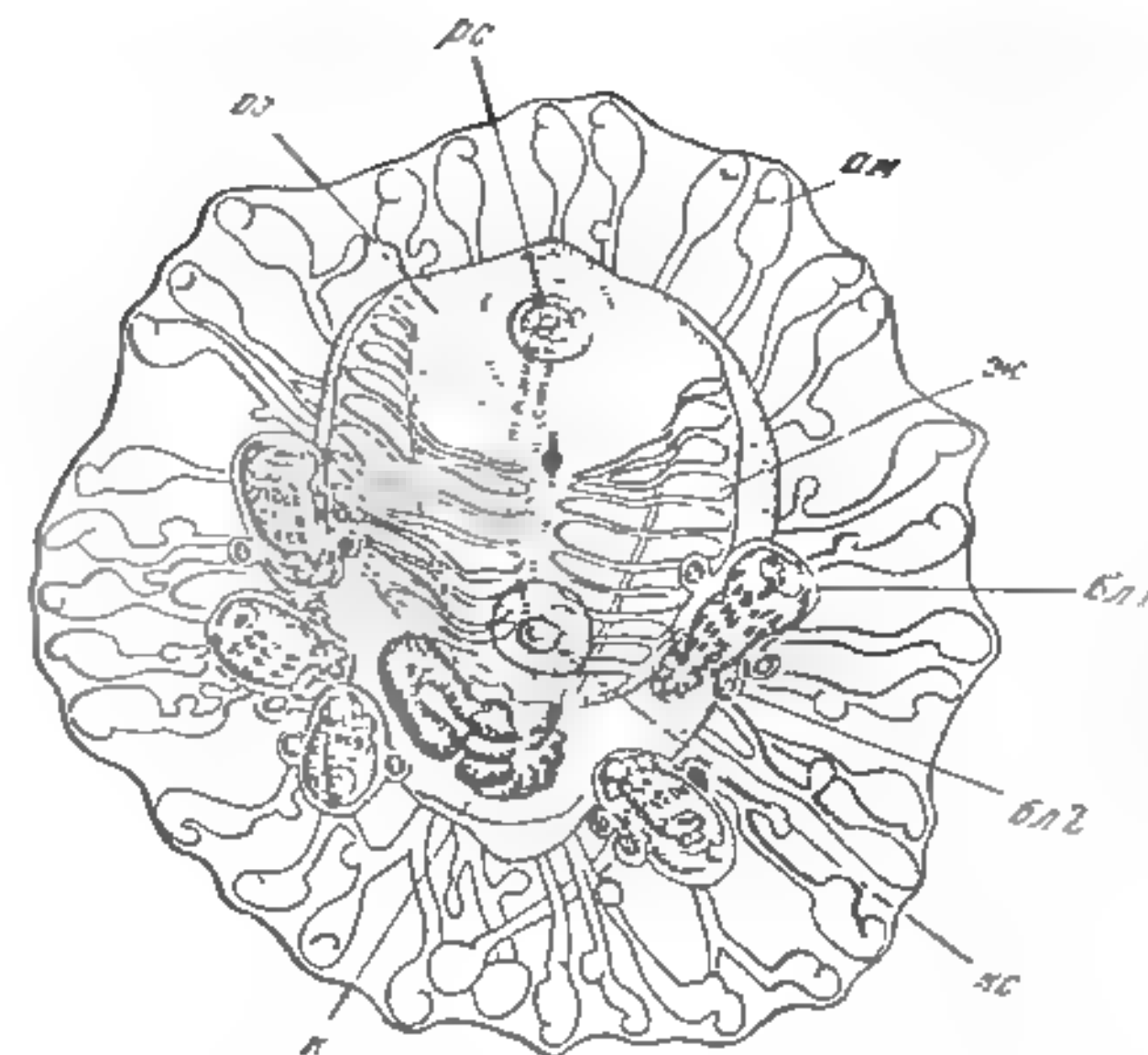


Рис. 197. Оозоид *Botrylloides* (по: Иванова-Казас, 1972).

ам — эпидермальные ампулы (сосуды туники), бл1 и бл2 — бластооиды 1-го и 2-го поколения, ж — жаберные щели, к — кишечник, кс — клоакальный сифон, оз — оозоид, ps — ротовой сифон.

объясняется сильное развитие личиночных органов чувств. Но и эти функции иногда утрачивают свое жизненно важное значение, поэтому у некоторых Мольгулид, обитающих на песчаном грунте, стадия свободноплавающей личинки эмбрионизирована.

После непродолжительного плавания (не больше 1–2 дней) личинка опускается на дно и прикрепляется. Сразу после этого начинается втягивание хвоста на дно и прикрепляется. Сразу после этого начинается втягивание хвоста (рис. 198, Б, В), которое завершается за 6 мин у *Amaroucium constellatum* (Cloney, 1963) и за 10–15 мин у *Distaplia unigermis* (Иванова-Казас, 1966). Механизм втягивания хвоста у разных видов различен (см.: Cloney, 1978, 1982; Torrence, Cloney, 1982). У *Aplidium*, *Diplosoma*, *Distaplia* и *Hypsistozoa* главную роль в этом процессе играет эпидермис, в клетках которого содержатся микрофиламенты. Эпидермис отслаивается от базальной мембраны и утолщается, объем ограниченного им пространства сокращается. Из-за этого осевой комплекс органов заталкивается в туловищный отдел, закручиваясь спирально или образуя неправильные изгибы. Затем эти органы распадаются на клетки, которые уничтожаются фагоцитами, а каудальный эпидермис сначала превращается в коническую массу, а потом исчезает. У многих Stolidobranchiata укорочение хвоста связано с сокращением хорды, в клетках которой тоже обнаружены определенным образом ориентированные микрофиламенты. В двух случаях (у *Distaplia magnilarva* и *Polysitor mirabilis*) описано простое отбрасывание хвоста (Salensky, 1893; Oka, 1943).

Разрушению при метаморфозе подвергаются также органы прикрепления, личиночные органы чувств и большая часть нервной системы, от которой остается только нейральная железа с зачатком definitivoного ганглия.

В первый момент после прикрепления личинки передним концом расположенные на ее спинной стороне сифоны оказываются обращенными в сторону, а сифоны комплекса внутренних органов поворачиваются приблизительно на 90°, а сифоны

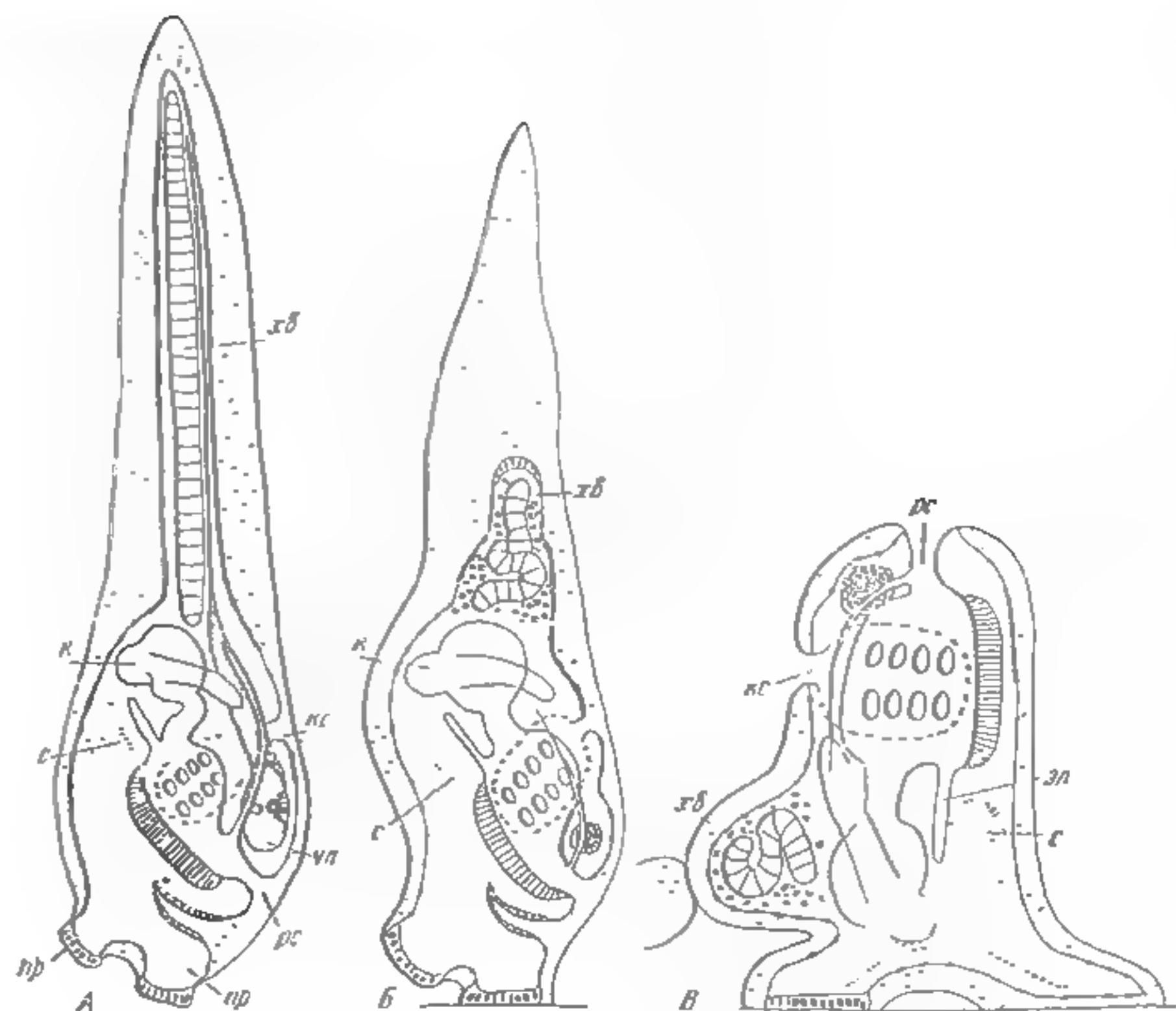


Рис. 198. Метаморфоз *Clavelina* (по: Brien, 1948).

А, Б и В — последовательные стадии развития. к — кишечник, кс — клоакальный сифон, пр — органы прикрепления, рс — ротовой сифон, с — сердце, хв — хвост, чп — чувствительный пузырек, эл — эпикард.

занимают апикальное положение (рис. 198). Этот процесс завершается за 2 ч у *Aplidium (Amaroucium) constellatum*, 16 ч у *Bolteria villosa* и 45 ч у *Distaplia occidentalis* (Clopey, 1978), но его механизм остается неизвестным. Время начала функционирования дефинитивных органов варьирует в очень широких пределах.

В общем, в метаморфозе Асцидий регрессивные процессы преобладают над прогрессивными.

У некоторых видов сем. Molgulidae личинки не получают полного развития, или даже личиночная стадия вовсе выпадает из процесса развития — из яйца выходит личинка с укороченным хвостом или маленькая асцидия с несколькими эпидермальными ампулами, выполняющими, по-видимому, дыхательную функцию. Статолит тоже обычно отсутствует. Беррилл (Berrill, 1931) отмечает, что это явление наблюдается у видов, обитающих на песчаном или илистом грунте, в условиях, когда прикрепление личинки не происходит и соответственно отпадает необходимость в выборе подходящего места, а расселение обеспечивается движением волн. Такой тип развития у *Molgula bleizi* был описан Дамас (Damas, 1902), более подробные сведения приводятся в статье Джеффри и Своллы (Jeffery, Swalla, 1992). У видов с редуцированными личинками отклонения от нормального хода развития появляются после гаструляции. Отсутствие хвоста у новорожденных *Molgula occulta* объясняется тем, что

клетки хорды не перестраиваются в один ряд и не набухают, а образуют пластинку в задней части зародыша. Их количество (10–20) гораздо меньше нормального, что, по-видимому, является следствием сокращения числа клеточных делений в зачатке хорды. Во время дробления обособляется линия мышечных клеток, но эти клетки в хвост не входят. Иногда в них обнаруживается характерный для мышц хвостатых личинок энзим — ацетилхолинэстераза, но не сократимые белки.

При оплодотворении яиц „бесхвостой“ *M. occulta* сперматозоидами „хвостатой“ *M. osculata* получаются гибридные личинки с укороченным хвостом, не содержащим мышечных клеток. При реципрокном скрещивании у полученных личинок преобладают признаки хвостатых. Анализируя данные, касающиеся редукции личинок у *Мольгулид*, Джеффри и Сволла высказывают предположение, что изменения хода развития обусловлены изменениями в структуре цитоскелета яйца или в процессах взаимодействия клеток.

До того, как Ковалевский (1866, 1871б) впервые описал развитие Асцидий, этих животных причисляли к Моллюскам. Вскоре после этого метаморфоз Асцидий стал предметом филогенетических спекуляций. Согласно традиционной точке зрения, Асцидии (и *Tunicata* вообще) произошли от примитивных свободноподвижных Хордовых, но претерпели глубокие морфологические преобразования после перехода к сидячему образу жизни, что находит свое рекапитуляционное отражение в организации личинки и в ее изменениях, сопутствующих метаморфозу (Van Beneden, Julin, 1887; Willey, 1894; Илмалгаузен, 1947; Remane, 1963; Беклемишев, 1964а; Иванова-Казас, 1984, 1995, и др.). При этом рекапитулируются лишь самые основные черты плана строения предка (наличие хорды, нервной трубки, жаберных щелей и т. д.) и наблюдается целый ряд вторично приобретенных ценогенетических признаков.

1) У личинки произошло резкое деление тела на туловище и хвост, который превратился в недолго функционирующий локомоторный орган.

2) Ротовое отверстие сместилось на спинную сторону, хвостовой отдел кишечника редуцировался, а его оставшаяся часть приобрела петлеобразную форму.

3) Изменилось строение и развитие жаберного аппарата, и возникла сложная жаберная решетка.

4) Как новообразование возникли перибранхиальные полости и клоака.

5) Произошла дифференциация нервной системы на личиночную и дефинитивную, причем личиночная часть приобрела довольно сложное строение.

6) Появились специализированные личиночные органы чувств, большая часть которых не имеет своих гомологов у других Хордовых.

7) Новообразованием, по-видимому, являются и органы прикрепления личинки, хотя не исключено, что предки Асцидий уже имели какие-то органы, служащие для временного прикрепления.

8) Ценогенетическим новшеством является и наблюдающееся у некоторых личинок начало бесполого размножения, которое не свойственно примитивным Хордовым и развилось у Асцидий в связи с сидячим образом жизни.

Короче говоря, личинка Асцидий — это ювенильная стадия, приобретающая ряд вторичных особенностей, которые отчасти возникли как адаптация к условиям личиночной жизни (пл. 1, 5, 6 и 7), а отчасти являются следствием гетеротопий, с помощью которых реализуются в онтогенезе изменения, произошедшие в организации взрослых животных (пл. 2, 3 и 4; в данном случае введенное Егерстеном понятие адульта животных вполне оправдано). Так, смещение рта на спинную сторону личинки можно рассматривать как результат рационализации развития: если бы рот находился у личинки, ценив как результат рационализации развития: если бы рот находился у личинки, как у других Хордовых, на переднем конце, ему, чтобы занять в конце метаморфоза апикальное положение, пришлось бы описать дугу в 180°, а положение на спине сокращает эту дугу вдвое.

Поскольку происхождение самого типа Хордовых представляет очень сложную

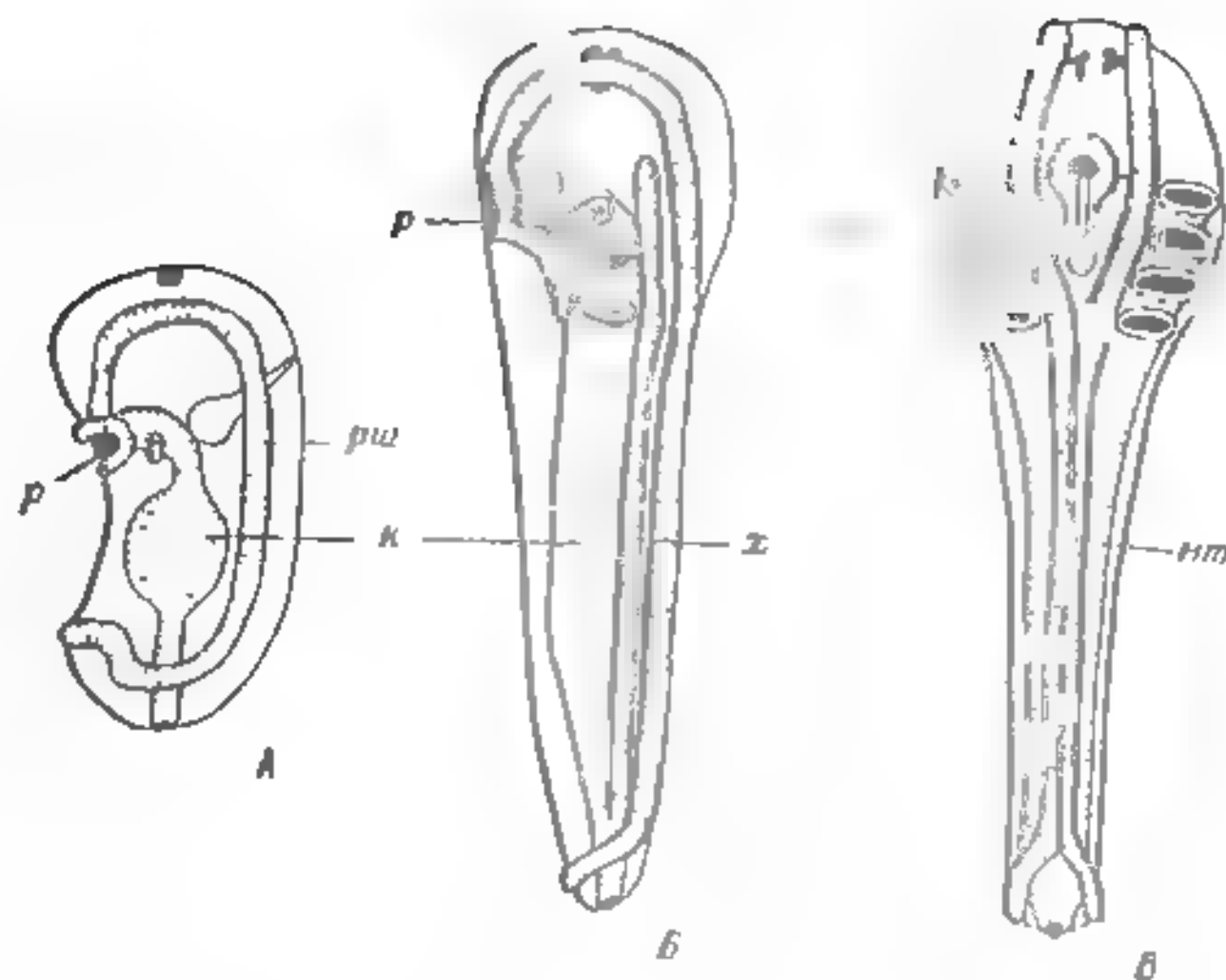


Рис. 199. Превращение диплеврулы в нотонейрулу (по: Garstang, 1928b).

А — диллепула, Б — нотонейрула сбоку, В — нотонейрула со спинной стороны. ж — жаберные щели, к — кишка, нг — зачаток нервной трубки, р — рот, ры — ресничный шнур, х — хорда.

и все еще не до конца решенную проблему (см.: Иванова-Казас, 1989, 1995), а также из-за скептического отношения к явлениям рекапитуляции, появились гипотезы, придающие личинке Асцидий прямо противоположное толкование и выводящие из нее путем неотении всех остальных Хордовых. Создателем первой неотенической гипотезы был Гарстанг (Garstang, 1928b). По предположению Гарстанга, отдаленными предками Хордовых были колониальные животные, анатомически близкие к *Pterobranchia*; они имели личинку, сходную с аурикулярией. Потом из-за удлинения пелагического периода и увеличения размеров личинки ресничный шнур уже не мог обеспечить плавание, и оно стало осуществляться путем колебательных изгибов тела, что привело к развитию продольной метамерной мускулатуры. После этого патеральные петли ресничного шнура с содержащимися в них нервными клетками сблизились на спинной стороне и вместе с аликальным органом погрузились внутрь; на этой основе развилась нервная трубка. Возникшую таким путем гипотетическую личиночную форму Гарстанг назвал нотонейрулой (рис. 199). Затем ранние личиночные стадии с исключительно ресничным локомоторным аппаратом выпали из развития, а вылупление из яйца стало происходить на стадии нотонейрулы. Дальнейшее продление пелагической стадии привело к тому, что свойственные взрослому животному жаберные щели и хорда стали закладываться еще у личинки, и возникла „типичная для Хордовых комбинация признаков“. От такой личинки путем педоморфоза (неотении) произошли *Acrania* и *Vertebrata*.

Другой вариант гипотезы неотенического происхождения Хордовых от личинки Асцидий разработал Беррилл (Berrill, 1955), но возникновение самой этой личинки он представлял себе иначе. По его мнению, эта личинка возникла не путем модификации какой-то другой личиночной формы, а в результате мутации, резко изменяющей ход эмбрионального развития. По Берриллу, Асцидии сначала откладывали мелкие пелагические яйца, которые служили средством пассивного расселения. Затем появился некий наследственный фактор, под влиянием которого произошли сильное набухание и вакуолизация клеток дорсальной энтодермы; так образовалась хорда, которая выпятила заднюю часть эктодермы в виде хвостоподобного придатка.

Связанные с хордой мезенхимные клетки под влиянием натяжения разделились на миофибриллы и превратились в мышцы. В состав хвоста была вовлечена и часть нервного пузырька, которая дала нервную трубку. Так возник осевой комплекс органов. Подобно Гарстангу, Беррилл допускает, что предки Хордовых проходили стадию, на которой личиночные и definitive органы существовали и функционировали одновременно, и что потом произошло подавление метаморфоза. Это привело к возникновению голопелагических животных с хорошо развитой метамерной мускулатурой.

Были выдвинуты и другие варианты неотенических гипотез (Whitear, 1957; Bone, 1960, и др.). Привлечение неотении в качестве важного модуса эволюции дает то преимущество, что главные морфологические преобразования приписываются начальным стадиям онтогенеза, когда организм еще обладает высокой пластичностью и не достиг чрезмерной специализации. Однако принимаемое Гарстангом превращение аурикулярии в ногонейрулу, а затем в хвостатую личинку Асцидий может служить примером самого произвольного филогенетического построения. Идея Беррилла, что в результате одной только мутации мог сразу возникнуть новый тип животных с характерным планом строения, тоже представляется довольно фантастичной. Опираясь гипотетическими личинками, эти гипотезы имеют не менее спекулятивный характер, чем гипотезы, базирующиеся на организации взрослых животных, но, принимая неотению, они делают на одно произвольное недоказуемое допущение больше. В отличие от неотенических гипотез традиционная точка зрения, хотя и кажется несколько старомодной, не нуждается ни в каких фантастических предположениях и дает объяснение всех своеобразных особенностей строения и развития Асцидий, находящееся в полном соответствии с имеющимися фактами.

Из других *Tunicata* хвостатая личинка формируется также у *Doliolida*, но она проходит метаморфоз, еще находясь внутри яичевой оболочки, что является следствием (или причиной?) отсутствия у *Долиолид* прикрепленной стадии. Аппендикулярии рассматриваются большинством зоологов как неотенические личинки *Асцидий* или *Долиолид*, что представляется довольно правдоподобным. У *Сальп* рождаются вполне сформированные маленькие животные, а у *Пиросомид* эмбрионизация зашла так далеко, что вся жизнь оозоида протекает в теле родительской особи и к самостоятельной жизни переходит маленькая колония, состоящая из нескольких бластозоондов. Таким образом, тип развития *Асцидий* следует считать первичным для всего подтипа *Tunicata*.

Постэмбриональное развитие низших Позвоночных нередко сопровождается довольно сильными структурными изменениями, и потому может идти речь о метаморфозе. Так, у Миноги, которая является эктопаразитом Рыб, личинка живет, зарывшись в ил, и питается детритом и мелкими организмами. В морфологическом отношении она так сильно отличается от взрослой Миноги, что сначала была описана как самостоятельное животное — *Ammocoetes* (Пескоройка). Из-за роющего образа жизни глаза Пескоройки скрыты под кожей, а жаберные щели расположены на дне глубоких боковых бороздок. Личиночная жизнь продолжается у Миноги 3–4 года (к концу этого срока животное уже достигает окончательных размеров), а взрослые животные живут недолго. Метаморфоз затрагивает строение рта, который приобретает форму присоски с роговыми зубами, жаберного аппарата (боковые бороздки исчезают, а в пищевод появляется перегородка, отделяющая вентральный жаберный отдел) и глаз, которые освобождаются от покрывающей их кожи. Во время метаморфоза питание прескаращается (см.: Pasteels, 1958).

Значительные морфологические изменения происходят и во время постэмбрионального развития некоторых рыб, но терминология, используемая для обозначения различных стадий, имеет неустойчивый характер. Расс (1946) различает в развитии Костистых рыб 4 фазы: 1) икринки, 2) предличинки, 3) личинки и 4) малька. Выходящая из яйцевых оболочек предличинка по многим отношениям

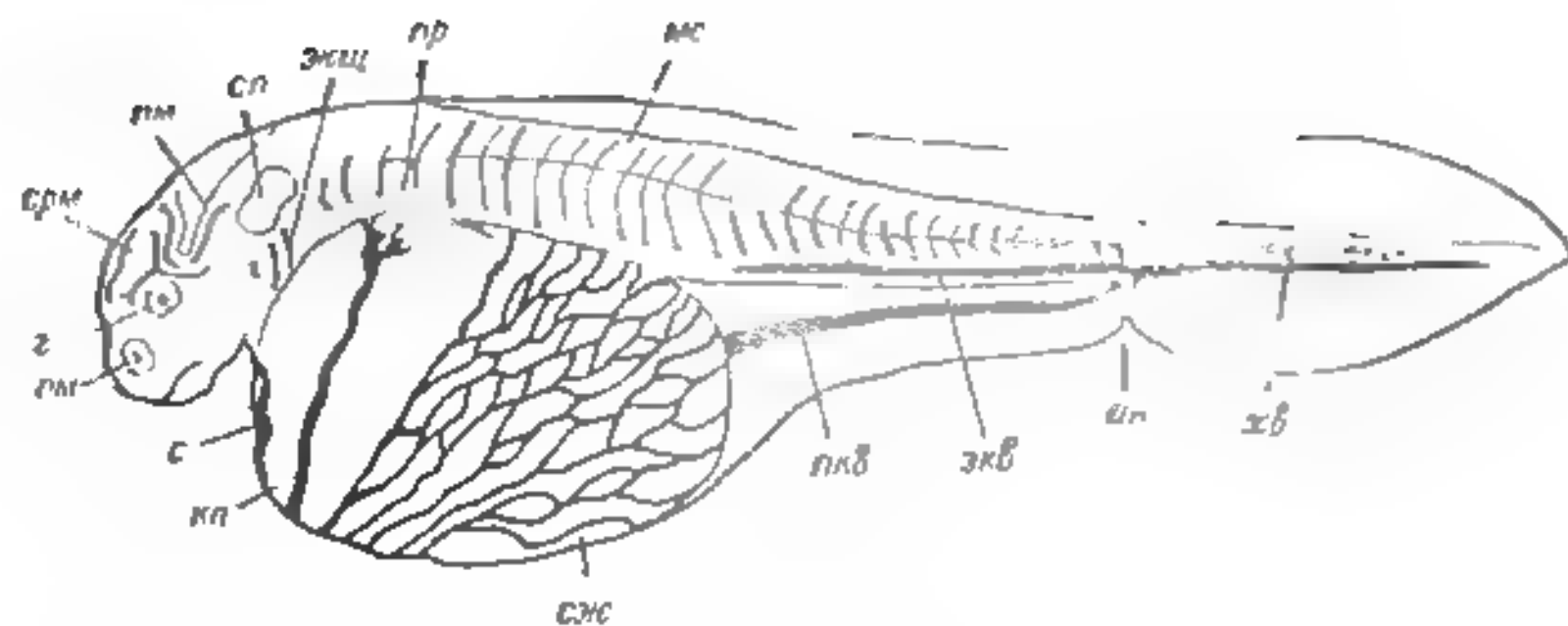


Рис. 200. Личинка Севрюги с желточным мешком (по: Цетлаф, Гинзбург, 1954).

ан — анус, гл — глаз, жщ — жаберные щели, жкв — задняя кардинальная вена, кп — клоака, мс — мышечные сегменты, ом — обонятельный мешок, пкв — подкишечная вена, пр — предлобка, пм — пролонгированный мозг, с — сердце, сж — сосудистая сеть желточного мешка, сл — слуховой пузырек, срм — средний мозг, хв — хвостовая вена.

недоразвита и обладает ограниченной подвижностью, она все еще сохраняет желточный мешок, а ее кишечник еще не функционирует (рис. 200). После рассасывания желтка и начала активного питания наступает фаза личинки, на которой продолжают морфогенетические процессы. Фаза малька характеризуется в основном ростом и завершается достижением половозрелого состояния. Эти фазы Рыс дополнительно подразделяет на несколько стадий.

Такое дробное разделение постэмбрионального развития Рыб на стадии, по всей вероятности, полезно и оправдано при изучении экологии этих животных или при сравнении развития близких видов с целью выявления гетерохроний (см.: Павлов, 1989), но если подходить к Рыбам с теми же мерками, что и к другим животным, то все перечисленные стадии (кроме икринки) следует признать ювенильными; они заслуживают названия личинки только в тех случаях, когда имеются значительные морфологические отличия от взрослой стадии. С общезембриологической точки зрения так называемая предличинка есть просто лецитотрофная личинка, применяемое иногда к этой стадии название „свободный эмбрион” тоже следует признать некорректным, так как переход от эмбрионального периода к постэмбриональному определяется освобождением от яйцевых оболочек, а не достижением какой-то морфологической стадии.

Более поздние стадии с экзогенным питанием могут быть названы личинками тоже только при наличии специальных личиночных признаков. Такими признаками чаще всего являются вироизмененные плавники, или ротовые части, или же необычная форма тела. Так, личинка глубоководной Рыбы *Stylophthalmus argocephalus* характеризуется узким змееобразным телом и стебельчатыми глазами. Особую категорию составляют личинки, получившие название лептоцефалов (*Leptocephalus*) и отличающиеся прозрачным сплюснутым с боков телом; голова у них маленькая и снабжена направленными вперед личиночными зубами, спускающимися для схватывания добычи. Вдоль всей спины и задней части брюшной стороны тела у лептоцефала проходит непрерывный плавник, еще не содержащий оловных лучей. К этой категории относятся, в частности, личинка Еврейского угря.

Своеобразно протекает постэмбриональное развитие у Камбал. Мальки этих рыб обладают сначала билатеральной симметрией, но потом после перехода от пелагического к донному образу жизни происходит смещение одного глаза и одной ноздри на противоположную сторону. В этом случае, как и у Гребневиков, причиной возникновения метаморфоза послужили изменения в организации взрослых животных.

Преобразование личинки во взрослое животное происходит у Рыб постепенно, почему Бертен (Bertin, 1958b) сравнивает его с метаморфозом *Hemimetabola*.

Более глубокие изменения происходят при метаморфозе Амфибий, который связан с выходом молодых животных из воды на сушу и изменениями в способе передвижения, дыхания, питания и т. д. Как известно, личинки Бесхвостых амфибий имеют форму головастика с резким делением тела на туловищный и хвостовой отделы. Парных конечностей у головастика еще нет, осевой скелет представлен хордой. Спереди на брюшной стороне имеется присоска, которая служит для временного прикрепления к подводным предметам, но она вскоре исчезает. Дыхание осуществляется сначала с помощью наружных жабр, потом прорываются жаберные щели. Кроме того, образуются жаберные крышки, прикрывающие органы дыхания и ограничивающие полость, открывающуюся наружу небольшим отверстием на левой стороне. Еще позднее развиваются и начинают функционировать легкие.

Головастик питается растительной пищей. По краям рта располагаются напоминающие клюв роговые челюсти, а в глубине рта — зубчики, с помощью которых головастик обкабливает поверхность растений. Кишечник очень длинный и образует спирально закрученную петлю. Питание начинается через несколько дней после выклева из икринки. Первое время относительные размеры хвоста увеличиваются, так как он растет быстрее туловища, но потом начинается его редукция.

У Травяной лягушки (*Rana temporaria*) вылупление головастика происходит на 4-й день развития, а на 10-й день появляются зачатки задних конечностей. Передние конечности закладываются позднее и остаются скрытыми под жаберными крышками; они освобождаются только на 66-й день развития. Редукция хвоста завершается на 70-й день (Дабегян, Слепцова, 1975). Таким образом, постэмбриональное развитие Лягушки продолжается больше двух месяцев, но наиболее значительные изменения (собственно метаморфоз) происходят в самые последние дни, когда личинки выходят из воды. В это же время происходит перестройка пищеварительной системы (так как взрослая Лягушка является хищником), которая сопровождается временным прекращением питания, и развивается костный скелет. Редукция хвоста и жабр совершается при активном участии фагоцитов.

У личинок Хвостатых амфибий нет такого резкого деления тела на туловище и хвост, как у головастика. В момент вылупления у них уже видны зачатки передних конечностей, а задние появляются позднее. Метаморфоз выражен не так ярко, так как хвост не редуцируется (исчезает или изменяет свою форму только хвостовой плавник), важнейшим проявлением метаморфоза является реконструкция органов дыхания.

Экспериментально показано, что наступление метаморфоза у Амфибий стимулируется тироксином — веществом, входящим в состав гормона щитовидной железы. Если у головастика удалить щитовидную железу, он может прожить около года, продолжая расти, но не проходит метаморфоза, если же к пише таких оперированных головастика подмешивать кусочки высушенной щитовидной железы, наступает метаморфоз (Aller, 1936). Для нормального прохождения метаморфоза необходима также нормальная функция гипофиза, передняя доля которого выделяет тиротропный гормон, стимулирующий работу щитовидной железы.

В реакции разных тканей на присутствие в крови тиреоидного гормона наблюдаются специфические различия — одни ткани подвергаются гистолиту, а другие начинают ускоренно развиваться. Об этом ярко свидетельствует эксперимент Швинда (Schwind, 1933), который пересадил глаз головастика на его хвост перед началом метаморфоза. В то время как рассасывающийся хвост укорачивался, глаз нормально развивался и даже получил иннервацию от спинальных нервов; в конце опыта он оказался на месте хвоста.

У Хвостатых амфибий широко распространена неопения — достижение полово-

зрелости при сохранении личиночной организации. Среди них есть виды, обычно претерпевающие метаморфоз, которые в некоторых условиях (например, в холодных водоемах) могут стать неотеническими. Вторую группу составляют виды, неотенические в естественных условиях, но которых можно заставить претерпеть метаморфоз с помощью тироксина и других воздействий. К этой категории относится Аксолотль (*Ambystoma tigrinum*), к которому Кольманом (Kolmann, 1884) впервые был применен термин „неотения“. Третью группу составляют представители родов *Proteus*, *Necturus*, *Siren* и др., у которых вызвать метаморфоз не удается никакими воздействиями. Эти роды, объединяемые под названием Постоянножаберных, долгое время считались примитивными, но теперь признана их неотеническая природа и даже предполагается принадлежность к разным семействам. Значение неотении для макроэволюции амфибий рассматривается в специальной статье Смирнова (1991).

Постэмбриональное развитие высших Позвоночных (Amniota) можно охарактеризовать как прямое, хотя и у них на разных стадиях тоже могут быть различные провизорные признаки.

Неотения как особый модус эволюции

Неотения уже несколько раз мимоходом упоминалась выше, но она заслуживает и специального рассмотрения. Это явление относится к той категории гетерохроний, которые касаются соотношения скоростей морфогенеза соматических органов и половой системы. Впервые этот термин употребил Кольман (Kolmann, 1884) для обозначения задержки метаморфоза у Хвостатых амфибий. Затем Гарстанг (Garstang, 1928b) ввел новое понятие — пedomорфоз, означающее сохранение личиночных признаков во взрослом состоянии. Широко распространенная у многих паразитических Плоских червей, но встречающаяся и у других животных тенденция к раннему созреванию половых продуктов получила название прогенеза. В настоящее время вся эта группа гетерохроний объединяется под названием пedomорфоза и подразделяется на прогенез и неотению (см.: Gould, 1977). Однако практически далеко не всегда мы имеем возможность судить о том, произошла ли в эволюции данного пedomорфного вида акселерация развития половой системы (т. е. прогенез) или ретардация развития соматических органов (т. е. неотения). При этом прогенез часто служит подготовительной стадией для возникновения неотении, хотя последний может возникнуть и из-за каких-то причин, тормозящих прохождение метаморфоза.

Неотения представляет большой интерес в связи с тем, что ее часто используют при решении различных филогенетических вопросов. Так, например, были высказаны гипотезы происхождения Гребневиков от неотенических личинок Коралловых полипов (Heider, 1914) или от моллюсковых личинок (Garstang, 1951). По мнению Беклемешева (1963), Турбеллярии произошли от планулообразной личинки Книдарий.

Ampbilina — Ленточный червь, паразитирующий в полости тела Осетровых рыб, лишенный членистости и обладающий только одним половым аппаратом, трактуется как неотенический плероцеркоид. По предположению Яницкого (Janicki, 1930, — цит. по: Догель, 1962), в эволюционном прошлом Амфилин Осетровые рыбы играли роль промежуточного хозяина, а окончательными хозяевами были какие-то крупные мезозойские Рептилии; вымирание последних и послужило причиной выпадения из жизненного цикла Амфилины окончательной стадии стробилы.

Ланг (Lang, 1903) считал Коловраток неотеническими трохофорами (эту точку зрения поддержал позднее Зивинг (Siewing, 1969)). *Dinophilus*, тело которого состоит из немногих сегментов ларвального типа, является, по мнению Ливанова (1955) и Беклемешева (1964а), неотенической метатрохофорой. У некоторых Многоложек (*Paragorus*, *Clometis*) из яйца вылупляется личинка с коротким туловищным отделом

и тремя парами ног. Это послужило основанием для гипотезы происхождения Насекомых от Многоложек неотеническим путем (De Beer, 1958).

Издавна высказывались гипотезы неотенического происхождения Аппендикулярий от личинок Асцидий (Korschelt, Heider, 1893; Brisch, 1948; Ливанов, 1955; Codeaux, 1957—1958; Jägersten, 1972, и др.) или от личинок Долиолид (Garstang, 1928b; Berrill, 1955; Воле, 1960, и др.). Выше уже рассматривались гипотезы неотенического происхождения всего типа Хордовых (см. с. 434). Список примеров такого рода может быть значительно расширен.

Бесспорное преимущество неотении как модуса эволюции состоит в том, что вид, в силу тех или иных причин освободившийся от поздних, наиболее специализированных стадий развития, обладает большей пластичностью и более широкими возможностями для адаптивных преобразований. Однако большинство из упомянутых выше гипотез аргументировано недостаточно убедительно и судить о том, как широко распространена неотения в действительности, очень трудно.

Заключение

Итак, существуют два типа постэмбрионального развития — прямое и не прямое. При прямом развитии из яйца выходит молодое животное (ювенильная форма), уже обладающее основными чертами плана строения взрослого, но недоразвитое в деталях и не завершившее рост. Непрямое развитие характеризуется присутствием личиночной стадии с заметными отличиями от взрослой формы и метаморфозом. Личинки в свою очередь разделены на первичные и вторичные. В основе этого деления лежит происхождение личинок — первичными называются те из них, которые являются составной частью первичного пелагобентического жизненного цикла, а вторичные имеют более позднее эволюционное происхождение и возникли в результате появления вторичных различий между ювенильной и взрослой стадиями.

Эта классификация условна. Жизненные явления настолько многообразны, что нередко встречаются примеры, которые с равным основанием можно отнести как к одной, так и к другой категории явлений, а метаморфоз может быть выражен в большей или меньшей степени. Первичные личинки, как правило, отличаются очень простой организацией, но к концу личиночной жизни они приобретают черты дефинитивного плана строения и тем самым приближаются к типу вторичных личинок. Овкомпираций Моногеней в сущности уже обладает всеми признаками взрослого Плоского червя, но на его принадлежность к первичным личинкам указывает наличие ресничного покрова.

Несмотря на несовершенство приведенной классификации личинок, она позволяет сделать некоторые выводы эволюционного характера. Первичные личинки имеют довольно простое строение у низших Metazoa (Porifera и Cnidaria), но успели принять более специализированную форму трохофоры, диплеуры, цифонаута и т. д. в более продвинутых группах, а у высших представителей животного царства (Cephalopoda среди Моллюсков, Clitellata и Arthropoda среди Arthropoda, Хорловых среди Вторично-ротых) они были эмбрионизированы и исчезли. У этих животных развитие стало прямым или возникли вторичные личинки, не так резко отличающиеся от взрослых форм, как первичные.

При обсуждении филогенетического значения личинок особую ценность представляют не личиночные признаки адаптивного характера, а основные черты их плана строения. Эти фундаментальные признаки приобретают особенно большое значение в тех случаях, когда в процессе эволюции вторичным изменениям подверглась организация взрослых животных. Так, ключ к пониманию происхождения Иглокожих дают билатеральная симметрия и три пары целомических мешков у диплеуры, а о происхождении Типичных Хордовых свидетельствует наличие хорды, нервной трубки и двух боковых мышечных нитей у хвостатой личинки Асцидий.

Глава VII

СТАНОВЛЕНИЕ ДЕФИНИТИВНОГО ПЛАНА СТРОЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

При обсуждении онтогенетических процессов, приводящих к установлению плана строения в различных группах животных, нам придется особенно часто соприкоснуться с сравнительно-анатомическими и филогенетическими проблемами.

План строения — одно из основных морфологических понятий, но найти его четкое определение мне не удалось. Как известно, именно план строения („морфологический тип“) был положен Жоржем Кювье (Cuvier, 1817, — цит. по: Канаев, 1963) в основу разделения животного царства на 4 типа (embranchements): Позвоночных, Моллюсков, Членистых и Лучистых. Из характеристики этих типов следует, что в понятие плана строения входит перечень основных органов и их взаимное расположение. Поэтому не случайно Беклемишев (1964а, 1964б), который видит основную задачу сравнительной анатомии в изучении эволюции планов строения, излагает материалы этой биологической дисциплины в двух разделах — Архитектоники и Органологии.

Почти одновременно с Кювье, но на основе эмбриологических признаков, Бэр (Baer, 1828) тоже разделил животных на типы, которые практически совпадают с кювьеровскими. По Бэру, „каждый главный тип организации следует своему плану развития, что, конечно, не может быть иначе, так как род и способ, какими сложены отдельные части, могут быть лишь результатом способа образования... План развития есть становящийся тип, а тип есть результат плана развития“ (см.: Бэр, 1950, с. 362). Бэр различал 4 плана развития: лучеобразный (evolutio radiata), свойственный Медузам и Морским звездам, завитой (e. contorta), при котором тело животного „заворачивается вокруг конуса“, — у Брюхоногих моллюсков, симметричный (e. gemina) — у Червей и Членистоногих и двусимметричный (e. bigemina), свойственный Позвоночным, при котором „однозначные части располагаются от одной оси по обоим бокам сверху и снизу и соединяются в две замыкающие линии, так что нижний слой зародыша смыкается снизу, а верхний слой зародыша смыкается наверху“ (там же, с. 364; по-видимому, здесь имеется в виду образование эмбриональных обопочек сверху и обрастание желтка снизу).

Выражение „план развития“ кажется архаичным (в начале прошлого столетия эмбриологическая терминология еще не была выработана) и при современном изложении взглядов Бэра обычно заменяется „типом развития“. Но, возможно, Бэр употребил это название не случайно, так как, характеризуя типы, он делает упор на пространственную организацию зародыша, его архитектуру. Во времена Бэра сведения о развитии Беспозвоночных были очень скудными, а ранние его стадии представлялись чем-то аморфным и неопределенным и выпадали из поля зрения эмбриолога. Из этого можно заключить, что „план развития“ Бэра есть план строения в период его онтогенетического становления.

Онтогенетический путь к достижению дефинитивного плана строения далеко не всегда бывает прямолинейным и часто делает зигзаги, связанные с метаморфозом. Зейдель (Seidel, 1960b, 1978) и некоторые другие авторы полагают, что стадии, на которых определяются основные черты плана строения (Körpergrundgestalt), являются центральными и решающими в развитии каждой группы животных, а более ранние стадии (дробление, гастронияция, некоторые личиночные формы) не имеют никакого филогенетического значения. О гомологии зародышевых листков можно говорить лишь постольку, поскольку от них происходят зачатки гомологичных органов; другими словами, единственным критерием гомологии частей зародыша на ранних стадиях развития признается их перспективное значение. Зейдель полагает, что основной план строения Книдарий и Губок (пренебрегая извращением зародышевых листков у последних) воплощается в сцифистоме, у Articulata он устанавливается на стадии с метамерными целомическими мешками, у Моллюсков — на стадии велигера, у Иглокожих — во время метаморфоза, а у Хордовых — на стадии нейрулы. Такое пренебрежительное отношение к ранним стадиям лишает эмбриологию возможности участвовать в решении крупных филогенетических вопросов. Между тем именно ранние стадии развития и могут дать представление о том, как в процессе эволюции возник тот или иной план строения. Что можно было бы сказать о происхождении и родственных связях Иглокожих, не принимая во внимание стадию диллевулы?

В последнее время проблема становления дефинитивного плана строения в онтогенезе обсуждается с точки зрения физиологии развития и возникло представление о позиционной информации, согласно которому направление дифференциации клеток определяется их положением среди других клеток и зачатков. Информация, которую получает клетка о своем положении, может быть представлена также в форме градиентного распределения каких-то специальных веществ (морфогенов). Как уже упоминалось, у Дрозофилы еще во время оотенеза возникают два градиента (переднезадний и дорсовентральный), пересечение которых создает систему координат (Nüsslein-Volhard, 1992, и др.). Информация, полученная клетками об их положении в этой системе, „интерпретируется“ регуляторными генами, которые определяют дальнейшую судьбу этих клеток (Рэфф, Кофмен, 1986). В бластодерме Дрозофилы уже представлен план расположения основных зачатков, который почти не изменяется во время последующего развития.

На существование и важную роль в развитии системы градиентов указывают и эксперименты с другими Насекомыми. Нарушениями этой системы у Цикады *Euscelis plebejus* можно вызвать удвоение зародышевой полоски и даже инверсию полярности (Krause, Sander, 1962, — цит. по: Иванова-Казас, 1981а).

В других случаях роль морфогенетических градиентов может быть менее значительной. У Асцидий, например, план расположения основных зачатков устанавливается в процессе оплазматической сегрегации. Таким образом, физиологические механизмы, участвующие в формировании плана строения, могут быть различными. В развитии более примитивных животных, по всей вероятности, большое значение могут играть и внешние факторы. Единственным элементом организации яйца, общим почти для всех Metazoa, является анимально-вегетативная полярность (ее нет только у некоторых Губок, у Гидроидов с апольярным типом гастронияции и, должно быть, у Трихоплаксы), но отношение этой полярности к дефинитивным морфологическим осям в разных группах животных различно (см. ниже).

В связи с рассматриваемой проблемой заслуживает упоминания точка зрения Слэка, Холланда и Грехема (Slack et al., 1993), базирующаяся на результатах некоторых генетических исследований. У ряда животных (Нематоды, Пиявки, Дрозофилы, Амфибии и Мыши) были обнаружены группы тесно связанных друг с другом регуляторных генов (*Hox-cluster genes*), которые обеспечивают развитие определенных структур на различных участках переднезадней оси. Хотя низшие Metazoa в этом отношении изучены пока недостаточно, Слэк с соавт. полагают, что принципиально

гетеротопии 2-го типа, при которых зачаток органа не совершает никаких миграций, а с самого начала закладывается на новом месте. Только последние являются настоящими ценотезами, так как возникают в результате рационального укорочения процесса развития. Хорошим примером онтогенетической гетеротопии 2-го типа может служить закладка ротового сифона на спинной стороне у большинства личинок Асцидий, а происходящая после прикрепления ротация комплекса внутренних органов, в результате которой ротовой сифон занимает апикальное положение, может трактоваться как гетеротопия 1-го типа.

По типу симметрии Metazoa делятся на Radialia и Bilateria (правда, у многих Radialia наблюдаются также признаки билатеральной симметрии, а у Bilateria — признаки вторичной асимметрии или возврат к радиальной симметрии). Исходная стадия разветвления — яйцо, как правило, обладает радиальной симметрией, ось которой соответствует его первичной полярности. Отношение между этой осью и морфологическими осями взрослого животного в разных группах различно. Беклемишев (1964а), уделивший этой проблеме большое внимание, дал проморфологический анализ всех основных групп Metazoa, что внесло ясность во многие филогенетические проблемы. Однако переоценивать возможности проморфологического анализа не следует; как будет показано ниже, онтогенетические процессы подвержены вторичным изменениям, из-за которых возникают ситуации, допускающие двойное толкование, а иногда в пределах одного типа оказываются животные, сходные по плану строения, но существенно различающиеся с точки зрения проморфологии.

Проблема соотношения первичной полярности яйца и полярности гастролы в разных группах животных уже обсуждалась выше. Результаты этого обсуждения можно резюмировать следующим образом: редуцированный полюс яйца (соответствующий переднему концу Жгутиконосцев) становится вегетативным полюсом у Radialia и анимальным у Bilateria, исключения составляют Gastrotricha и многие Nematoda, у которых первичная полярность яйца и полярность гастролы перекрещиваются приблизительно под прямым углом.

Возникающая на стадии гастролы (а иногда уже выраженная в организации яйца) анимально-вегетативная ось в свою очередь по-разному относится к главной (продольной или апикобазальной) оси тела взрослых животных. По этому признаку Гатчек (Hatschek, 1888–1891) разделил Metazoa на Protaxonia и Heteraxonia. К Protaxonia относятся животные (у которых анимально-вегетативная ось совпадает с главной осью тела) от губок, Книдарий и Гребневиков (т. е. Radialia), а к Heteraxonia — Bilateria. Гетераксония может быть представлена разными вариантами: для тех случаев, когда рассматриваемые оси пересекаются под прямым углом, Светлов (1967) предложил название плагиаксонии. Рассмотрим, как складываются проморфологические отношения в разных группах животных.

Личинки Rotifera и Cnidaria прикрепляются к субстрату анимальным полюсом. У Книдарий на вегетативном полюсе, который после прикрепления занимает апикальное положение (т. е. на месте бластопора), образуется рот; у Губок такое же положение занимает оскулюм, хотя это отверстие не является ни гомологом, ни даже аналогом рта. Взрослые одиночные Губки обладают радиальной симметрией неопределенно большого порядка, но радиусы не отмечены никакими структурами. У Книдарий радиальная симметрия проявляется в расположении щупалец, гастральных карманов или каналов, ропалиев, гонофоров и т. д. У некоторых Hydrozoa (например, у Sertulariidae) радиальная симметрия нарушается из-за того, что гидрант прикрепляется к гидрокаулюсу одним боком, и тогда появляются признаки билатеральной симметрии.

У Актиний (и других Коралловых полипов) радиальную симметрию нарушает сплюснутая глотка, которая играет роль клапана, препятствующего произвольному вытеканию воды из гастральной полости. Соответственно ротовое отверстие имеет форму щели, от концов которой по внутренней поверхности глотки тянутся

полоски клежок, несущих длинные жгутики — сифоноглифы. Когда Актиния находится в расслабленном состоянии, сифоноглифы создают ток воды, направленный внутрь гастральной полости, а выводится вода через среднюю часть глотки. Гастральная полость поделена септами (мезентериями) на камеры. По мере роста животного количество септ и камер увеличивается. Образование новых септ происходит в определенной последовательности. У Актиний сначала образуется 8 септ (стадия Edwardsia, которую иногда рассматривают как указание на происхождение шестилучевых кораллов от восьмилучевых, — см.: Нуман, 1940), но затем количество септ увеличивается до 12. При этом септы сближены попарно. Гастральные карманы внутри таких пар называются эндоцелями, а между ними — экзоцелями. Новые септы вырастают парами в экзоцели. Таким образом, поддерживается шестилучевая симметрия гастральной полости, которая сочетается с билатеральной симметрией глотки.

Иная последовательность образования гастральных септ наблюдается у Scyathotha. У этих полипов септы не располагаются парами и имеется только один сифоноглиф („дорсальный“). В развитии Scyathotha имеется стадия церингулы — личинки с шестью первичными гастральными септами — протомезентериями. Вторичные септы (метамезентерии) образуются на „вентральной“ стороне тела (против сифоноглифа), где находится область усиленного роста (Van Beneden, 1891; McMurtich, 1910; Нуман, 1940). Таким образом, у Scyathotha билатеральная симметрия вытесняет шестилучевую.

Среди Radialia наибольшей сложности достигает организация Scyathotha. У них на анимальном полюсе формируется аборальный орган чувств, а на вегетативном — щелевидный рот, ведущий в эктодермальную глотку, которая сплюснута в плоскости, названной соответственно глоточной (или сагиттальной). В аборальной половине тела располагаются два щупальца, через основания которых проходит щупальцевая (латеральная) плоскость, образующая с глоточной плоскостью прямой угол. Глотка ведет в энтодермальный желудок, от которого отходят гастроваскулярные каналы, расположенные тремя ярусами. От желудка к аборальному полюсу тянется акрогастер; он разделяется на четыре ветви, две из которых открываются наружу порами. На среднем уровне от желудка отходят два мезогастрических канала, каждый из которых разделяется на канал, направляющийся к основанию щупальца, и 4 канала, впадающие в меридиональные каналы. Еще ниже от желудка в оральном направлении отходят два метогастрических канала. В эктодерме над меридиональными каналами располагаются 8 рядов гребных пластинок; восьмилучевой симметрии подчинено и расположение половых желез. В организации Гребневиков восьмилучевая симметрия сочетается с двулучевой, но расположение отверстий акрогастера таково, что превращает отражательную симметрию во вращательную.

В развитии Bilateria (= Heteraxonia) большую роль играют различные гетеротопии, что значительно усложняет анализ проморфологических отношений. У этих животных возникновение билатеральной симметрии связано с ползающим образом жизни. Соответственно у Bilateria различаются переднезадняя, дорсовентральная и латеральная (праволевая) оси. Происхождение Bilateria трактуется по-разному. По представлениям Егерстена (Jagersten, 1955), билатеральная симметрия уже была свойственна первичному Метазоону — Билатерогастрею, от которой она перешла к Билатериям; упомянутые выше проявления билатеральной симметрии у Radialia тоже не произошли вторично, а унаследованы от Билатерогастрея. Седжвик и Ван Бенеден (Sedgwick, 1884; Van Beneden, 1891) развивали идею, что Кольчатые черви произошли от Коралловых полипов, которые стали ползать на оральной поверхности тела. При этом щелевидное ротовое отверстие разделилось на рот и анус, что привело к образованию сквозного кишечника; одновременно произошло обособление гастральных карманов, которые превратились в ряд расположенных по сторонам от кишки метамерических целомических мешков, а „вентральная“ область новообразования гастральных септ

Периантарий превратился, по Ван Бенедену, в заднюю зону роста Кольчатых червей. Однако эти на первый взгляд очень остроумные гипотезы, объясняющие возникновение метамерии на основе цикломерии, предполагают энтероцельное происхождение целома, которое плохо согласуется с тем фактом, что именно у Аннелид никаких признаков энтероцелии в онтогенезе нет. В то же время эти гипотезы оставляют без рассмотрения вопрос о происхождении нецеломических Билатерий.

Эти затруднения пытаются преодолеть более поздние (так называемые архипеломатные) гипотезы (Remane, 1950; Siewing, 1969, 1980, и др.), согласно которым сначала все билатерии обладали сегментированным целомом, но потом некоторые из них подверглись вторичному упрощению и утратили целом. Замену энтероцельного способа образования целома телобластическим сторонники этих гипотез объясняют детерминированным характером спирального дробления (см. с. 66).

Однако более правдоподобной представляется альтернативная точка зрения, но которой *Bilateria* произошли от пелагического планулообразного (Graff, 1904–1908) или фагоцителлообразного (Мечников, 1886; Иванов, 1968; Иванов, Мамкаев, 1973) предка, перешедшего к ползающему образу жизни на одной из антимер. Беклемишев (1964а), допускающий полифилетическое происхождение *Bilateria*, выводит Acoela (и всех *Scolecida*) путем неотении из паренхимулы каких-то древних Кишечнополостных, а возникновение целомических *Protostomia* трактует в духе Селжвика и Ван Бенедена, хотя и не признает энтероцельного происхождения их целома в процессе эволюции. Третья линия эволюции ведет, по Беклемишеву, от Гребневиков к *Deuterostomia*. Однако выведение *Bilateria* из планулы или Фагоцителлы вполне совместимо с идеей монофилетического происхождения этой обширной группы животных. С этих позиций мы и будем рассматривать эволюцию проморфологических отношений.

После того как предки Билатерий стали ползающими животными, расположенный на анимальном полюсе нервный центр сохранил свое переднее положение, а положение ротового отверстия на заднем конце оказалось функционально неудобным; поэтому рот начал смещаться по обращенной к субстрату брюшной стороне вперед. Различные стадии этой эволюционной гетеротопии можно и сейчас видеть в сравнительно-анатомическом ряду Турбеллярий; у остальных Bilateria (кроме Echinodermata) рот всегда располагается недалеко от переднего конца. В процессе онтогенеза переднее положение ротового отверстия достигается разными путями, но у низших Protostomia оно получается в результате более интенсивного роста дорсальной эктодермы гастролы, за счет которой в конечном счете развиваются кожные покровы не только спинной, но и послеротовой части брюшной стороны тела. Это особенно наглядно можно видеть у Палеонемертин *Carinoma* и *Procephalothrix* (Сое, 1943; Iwata, 1960, 1985, — см. рис. 69), но сближение апикального полюса и бластопора наблюдается также у Polyciadida (Lang, 1884; Surface, 1907; Kato, 1940), Rotatoria (Июффе, 1979) и Photodida (см. рис. 174).

Интересное исключение в этом отношении представляют Гетеронемергины, у личинки которых (пилидия) положение бластопора не меняется (см. рис. 145); на месте бластопора образуется рот личинки и дефинитивный рот червя. Дефинитивное тело последнего формируется внутри пилидии при участии имагинальных дисков. При этом переднезадняя ось червя чаще всего располагается под прямым углом к анимально-вегетативной оси, но может располагаться косо или иметь прямо противоположное направление — передним концом к вегетативному полюсу (Inata, 1972, 1985; Иванова-Казас, 1974а). Такие вариации в осевых отношениях стапи несомненно возможны из-за некробиотического характера метаморфоза, по этой же причине отпала необходимость в смещении бластопора вперед.

Сходная ситуация возникла у Камптозоев *Barentsia* и *Ascopodaria*, у личинок которых рот располагается на нижней (посттрохальной) поверхности против аборального органа, а во время метаморфоза после замыкания атриальной полости весь комплекс внутренних органов поворачивается таким образом, что ротовое отверстие занимает апикальное положение (Mariscal, 1965; Emschermann, 1982; Малахов, 1990).

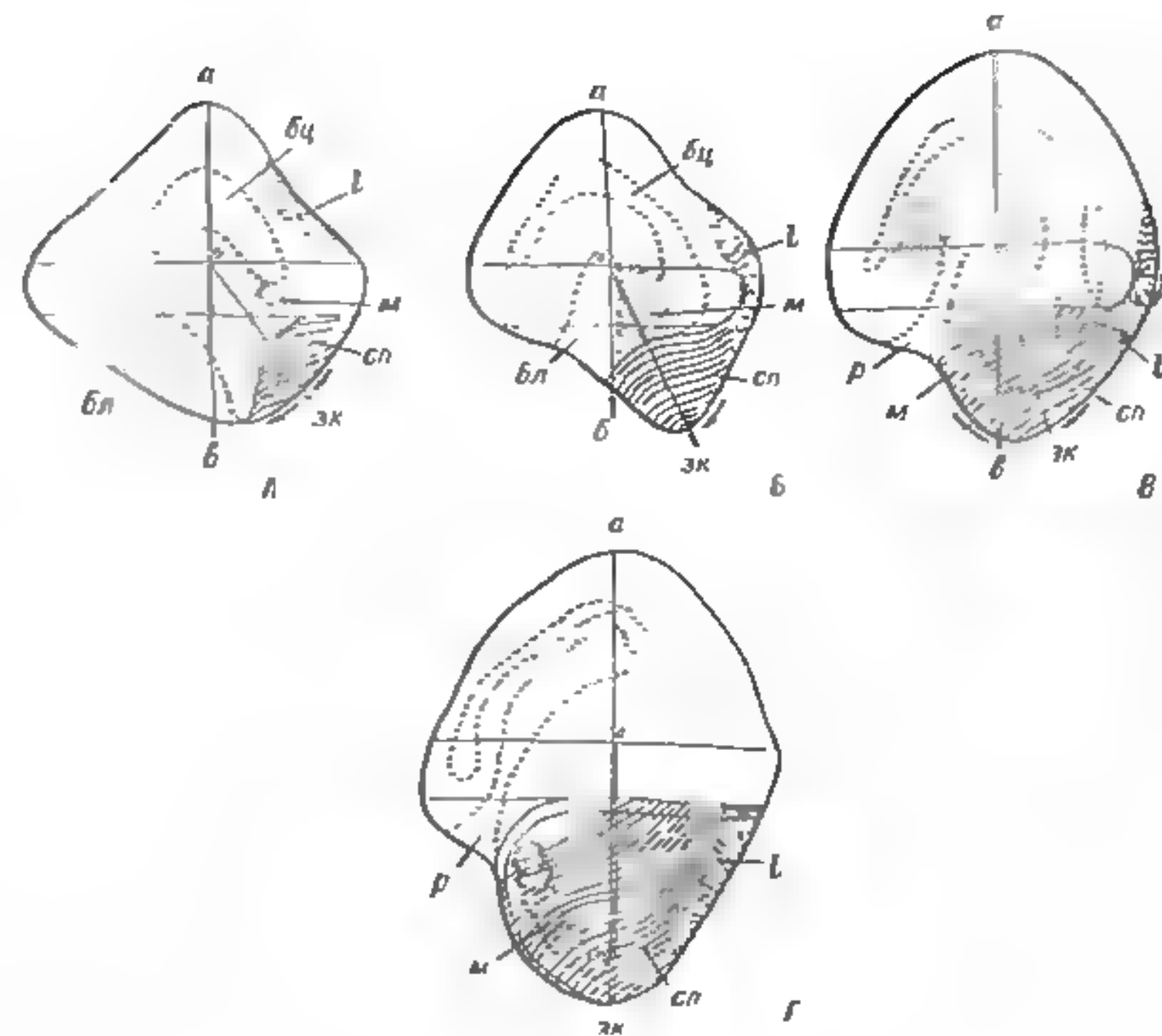


Рис. 201. Роль соматической пластинки и бластомеров I-группы в образовании кожных покровов послеротовой части тела *Urechis caupo* (по: Newby, 1940).

А-Г — последовательные стадии развития, а-в — первоначальное положение анимально-вегетативной оси, б — бластопор, бч — бластоцель, зк — задний конец тела, м — мезодерма, р — рот, сп — соматическая пластинка; I — I-группа. Стрелки показывают направление движения клеток.

У *Scolecida* эктодермальная область усиленного роста еще не имеет четких границ, но у целомических *Spiralia* она принимает форму соматической пластинки, которая формируется из клеток, происходящих от соматобласта *2d*. У Эхиурид к соматической пластинке присоединяется также группа клеток, получающаяся в результате деления бластомера *1d*¹²¹² (так называемая I-группа, — рис. 201), а у Хитонов — производные бластомеров *3c* и *3d* (Heath, 1898). У других Моллюсков и Полихет соматобласт *2d* становится единственным источником формирования соматической пластинки.

Смещение blastopora на брюшную сторону и вперед из-за разрастания соматической пластинки ясно выражено у Эхиурид *Thalassema* и *Urechis* (Torrey, 1903; Newby, 1940), у Хитона *Ischnochiton* (Heath, 1898), у Соленогастра *Epimenia* (Baba, 1940), у Двустворчатых моллюсков *Dreissena* и *Macra* (Meisenheimer, 1901; Медведева, Малахов, 1983), у Полихет *Arenicola*, *Dinophylus* и *Chaetopterus* (Child, 1900; Nelson, 1904; Свешников, 1978) и многих других. Такое смещение blastopora означает фактически искривление анимально-вегетативной оси, т.е. частный случай гетероксении. В формирующийся послеротовой отдел тела вырастают позднее отходящие от церебрального ганглия продольные нервы, а на его заднем конце прорывается анальное отверстие (если таковое имеется). В результате продольная ось послеротовой части тела становится продолжением переднего отрезка анимально-вегетативной оси (до ее перегиба). Это особенно отчетливо видно у Полихет, тело которых сильно вытягивается благодаря образованию впереди от анального отверстия зоны роста.

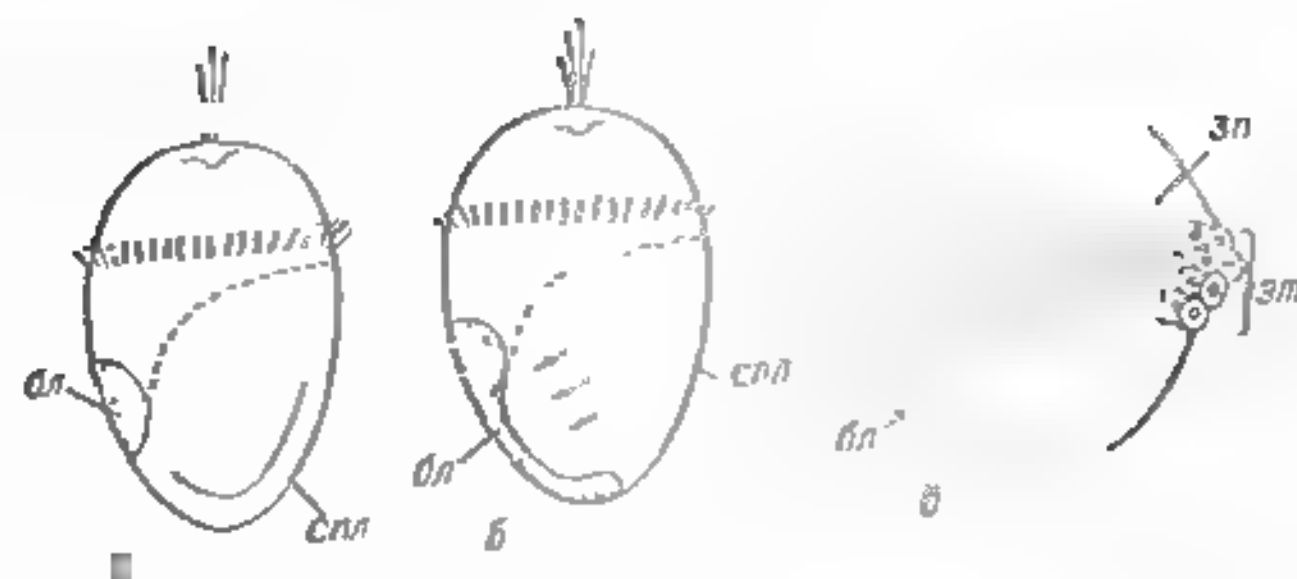


Рис. 202. Направление роста соматической пластинки у Echinococcus (А), Polychaeta (Б) и Clitellata (В) (по: Игнатьева-Казас, 1974а) и связанные с ним изменения в ходе гаструляции.

— blastopore, зп — зародышевые полоски, спл — соматическая пластинка, эп — эктодермальные телобласты.

Но полного восстановления протаксонии не происходит, так как ротовое отверстие — бесспорное производное blastopora — остается лежать на переднем конце. Тем не менее смещение ротового отверстия не оказывает влияния на расположение других органов, и многие зоологи игнорируют происходящее в конце гаструляции искривление первичной оси и квалифицируют такие отношения как протаксонию (В. Н. Беклемишев, 1964а; К. В. Беклемишев, 1970, применительно к Scolecida и Светлов, 1967, 1970; Свешников, 1972, — также и к Аннелидам).

Значение неравномерного роста для установления наиболее распространенных у Bilateria проморфологических отношений неоднократно подчеркивалось разными авторами (Heider, 1914; Ливанов, 1955; Salvini-Plawen, 1980а). Но характер онтогенетических гетеротопий зависит не только от наличия точек интенсивного роста, но и от направления последнего. У Палеонемертин, Эхиурид и Хитонов разрастание дорсальной эктодермы происходит преимущественно в меридиональном направлении, поэтому она полагает на брюшную сторону, огибая задний конец тела (рис. 202, А). У большинства Моллюсков и Полихет соматическая пластинка растет не только назад, но и в широтном направлении, и ее боковые края попадают на брюшную сторону более коротким путем. Из-за этого blastopore не просто сдвигается вперед, но изменяет свою форму, его задняя часть, сдвинутая боковыми краями соматической пластинки, становится щелевидной и замыкается, начиная с заднего конца, а на месте его переднего остатка образуется рот.

У некоторых других Полихет наблюдаются дальнейшие изменения в направлении роста соматической пластинки: ее боковые края образуют два языка, которые разделяют blastopore на два отверстия; переднее отверстие после образования стомодеума становится ртом, а заднее замыкается, но предполагается, что анус образуется на этом же месте (рис. 202, Б). Такой способ замыкания blastopora отмечен у Amphiprite, Podarke, Polygordius и Eupomatia (Mead, 1897; Treadwell, 1901; Woltereck, 1904; Shearer, 1911) и считается характерным для Полихет, хотя у других видов он выражен менее ясно. О том, что у Arenicola blastopore целиком смещается вперед, свидетельствует тот факт, что даже в состав стомодеума входят клетки, относящиеся к квадранту D (Child, 1900). Даже в тех случаях, когда анус по положению соответствует заднему концу blastopora, его позднее образование может служить косвенным указанием на его вторичное и независимое от blastopora происхождение. Из заднего края соматической пластинки у Полихет образуется зона роста.

Возникший таким путем новый способ замыкания blastopora значительно упрощает процесс формирования сквозного кишечника, но в то же время приводит к тому, что blastoporalная поверхность зародыша вытягивается и становится брюшной стороной червя. Иногда (например, у Lopadorhynchus, — по: Kleinschberg,

1886) definitivo тело червя закладывается в нижнем полушарии трохофоры в косом или даже горизонтальном положении, что дало основание Беклемишеву считать Кольчатых червей (а заодно Эхиурид и Моллюсков) плагиаксонными животными.

Эта зародкающаяся плагиаксония Полихет получила дальнейшее развитие у Clitellata. Из-за утраты пелагической личинки у Олигохет и Лиявок участие в развитии анимальной половины гаструлы, за счет которой у Полихет образуется апикальный орган и прототрох, резко снизилось, а формообразовательное значение квадранта D еще более возросло. Соматическая пластинка приобрела форму 4 пар эктодермальных телобластов, которые продуцируют растущие параллельно экватору эктодермальные полоски (рис. 202, В), такое же направление приобрел рост мезодермальных полосок. В результате тело формирующегося червя располагается под прямым углом к анимально-вегетативной оси, но эти отношения имеют явно вторичное происхождение.

Как уже упоминалось, Беклемишев (1964а) и Светлов (1967, 1970) считают Сколецид протаксонными животными (что, на мой взгляд, является сильным упрощением), но в трактовке проморфологических отношений Полихет эти авторы сильно расходятся. На основании того, что „шов“, образовавшийся на месте сомкнувшегося щелевидного blastopora, тянется от рта до ануса и blastoporalная (т. е. вегетативная) сторона является у Полихет брюшной, Беклемишев заключает, что протнаоположная спинная сторона соответствует анимальному полюсу. В своих построениях он придает большое значение своеобразным особенностям метаморфоза Lopadorhynchus. У метатрохофоры этой Полихеты рот и анус занимают на гипосфере диаметрально противоположное место непосредственно под прототрохом, а в промежутке между ними закладывается 12–16 сегментов, причем продольная ось червя сначала располагается горизонтально. После начала деятельности зоны роста тело постепенно выпрямляется и происходит „вгоричная регуляция осей“. Усиление морфогенетического значения квадранта D (по сравнению с таковым у Scolecida) Беклемишев рассматривает как приспособление, обеспечивающее регуляцию осей, но с этой точки зрения разрастание соматической пластинки в вентральном направлении, приводящее к разделению blastopora на два отверстия, совершенно неоправдано. Разрастание эктодермы в квадранте D наблюдается также у Сколецид, которых Беклемишев не считает плагиаксонными животными.

Неясно также, зачем вообще нужна регуляция осей. На этот вопрос пытаются ответить разделяющие взгляды Беклемишева Мниичев и Старобогатов (1972), исходя из соображений биомеханики. По их мнению, чтобы избежать „нежелательного эффекта вращения“ при плавании личинки, ее центр тяжести должен находиться на линии подъемной силы прототроха и зачаток туловища должен свешиваться вниз. Но этот аргумент малоубедителен, и „нежелательность вращения“ представляется довольно сомнительной — ведь почти все ресничные личинки плавают, вращаясь вокруг своей оси.

Представление о протаксонии Scolecida и плагиаксонии целомических Protostomia привело Беклемишева к признанию независимого происхождения этих групп от Кишечнополостных; по его мнению, предки Сколецид стали ползать на одной из анти-Кишечнополостных; по его мнению, предки Аннелид — на оральной стороне тела. Поэтому пераичным способом замыкания blastopora у Аннелид Беклемишев считает его разделение на переднее и заднее отверстия. Единственный аргумент, свидетельствующий в пользу этой идеи, состоит в том, что такой способ замыкания blastopora наблюдается у видов с примитивным гомоквадрантным дроблением. Но этот аргумент значительно ослабляется тем, что разделение blastopora на два отверстия совершенно не встречается у Эхиурид и Брюхоногих моллюсков, хотя у них широко распространено гомоквадрантное дробление.

В отличие от Беклемишева Светлов (1967, 1970) защищает идею тесной филогене-

тической близости всех *Spiralia* и считает Полихет протаксонными животными. По мнению Светлова, особенности метаморфоза *Lapodorrhynchus* представляют собой вторичное отклонение от типичного для Полихет развития, возникшее в связи с пелагическим образом жизни этого червя. В то же время Светлов признает плагиаксонию у *Clitellata* и считает, что поворот морфологической оси на 90°, наблюдающийся также и у некоторых других животных, является „чуть ли не универсальным закономерным процессом“, „одним из примеров направленной эволюции“ (Светлов, 1967, с. 575 и 576).

По этому поводу Миничев и Старобогатов (1972) пишут: „... у большинства вышших кольчатых червей и членистоногих плагиаксония сохраняется благодаря выпадению из онтогенеза примитивной свободноплавающей стадии. В этом смысле эволюция проморфологических отношений — направленный процесс, но эта направленность нацелена не на создание плагиаксонии, как считает Светлов, а на поддержание первичных отношений“ (с. 1146). По-видимому, эти авторы считают пелагическую личинку вторичной вставкой в онтогенез, искажившей первичные плагиаксонные отношения. Такие представления противоречат всему изложенному в предыдущей главе и не нуждаются в дополнительном критическом разборе. Можно согласиться только с тем, что причиной возникновения плагиаксонии часто является выпадение стадии первичной личинки и выработка установки на билатерально-симметричную ювенильную форму, но она имеет не первичное, а вторичное происхождение и потому встречается чаще у высокоорганизованных животных. Оба утверждения — что эволюция направлена на сохранение или создание плагиаксонии, в равной степени необоснованы, так как сама по себе плагиаксония не дает никаких биологических преимуществ.

Возвращаясь к разногласиям в трактовке проморфологии Полихет Беклемишевым и Светловым, можно сказать, что оба автора, не замечая искривления первичной оси, придают главное значение разным ее частям: для Светлова важно, что тело червя расположено на продолжении анимальной части этой оси, а для Беклемишева, — что вегетативный ее отрезок приблизительно соответствует дорсовентральной оси червя. Однако Светлов ближе к истине в том отношении, что проморфологические различия между Сколецидами и Полихетами не настолько значительны, чтобы предполагать независимое происхождение этих животных.

Завершая сравнение развития *Polychaeta* и *Clitellata*, следует заметить, что (как неоспоримо доказывает сравнительная анатомия) переднезадние оси у этих животных гомологичны. Отсутствие одного из важных критериев гомологии — эмбриологического — объясняется тем, что онтогенез может подвергаться значительным эволюционным изменениям, не оказывая существенного влияния на свой конечный результат. Это один из примеров эквивалентности развития.

После стадии трохофоры в разных группах *Spiralia* развитие протекает по-разному. В формировании дефинитивного тела Полихет важную роль играет зона роста. У Моллюсков тело не так сильно вытягивается в длину, поэтому у них зоны роста нет, а материал соматической пластинки истрачивается у *Conchifera* в основном на образование ноги и раковинной железы. Последняя сначала имеет форму влячивания, а потом выворачивается и образует стенку одетого раковинной объемистого внутренностного мешка, в который втягивается кишечная петля. Трохофора превращается в велигера, компактное тело которого проявляет все основные черты дефинитивного плана строения Моллюсков. У *Gastropoda* на стадии велигера (или еще раньше) происходит торсионный процесс. После перехода к донному образу жизни и редукции личиночных органов становление плана строения завершается.

Проморфологические отношения *Cephalopoda* по сравнению с таковыми других Моллюсков подверглись значительным изменениям, которые отчасти связаны с изменением образа жизни взрослых животных, а отчасти — с выпадением из развития трохофорной личинки. Нога разделилась на две части: задняя превратилась в воронку,

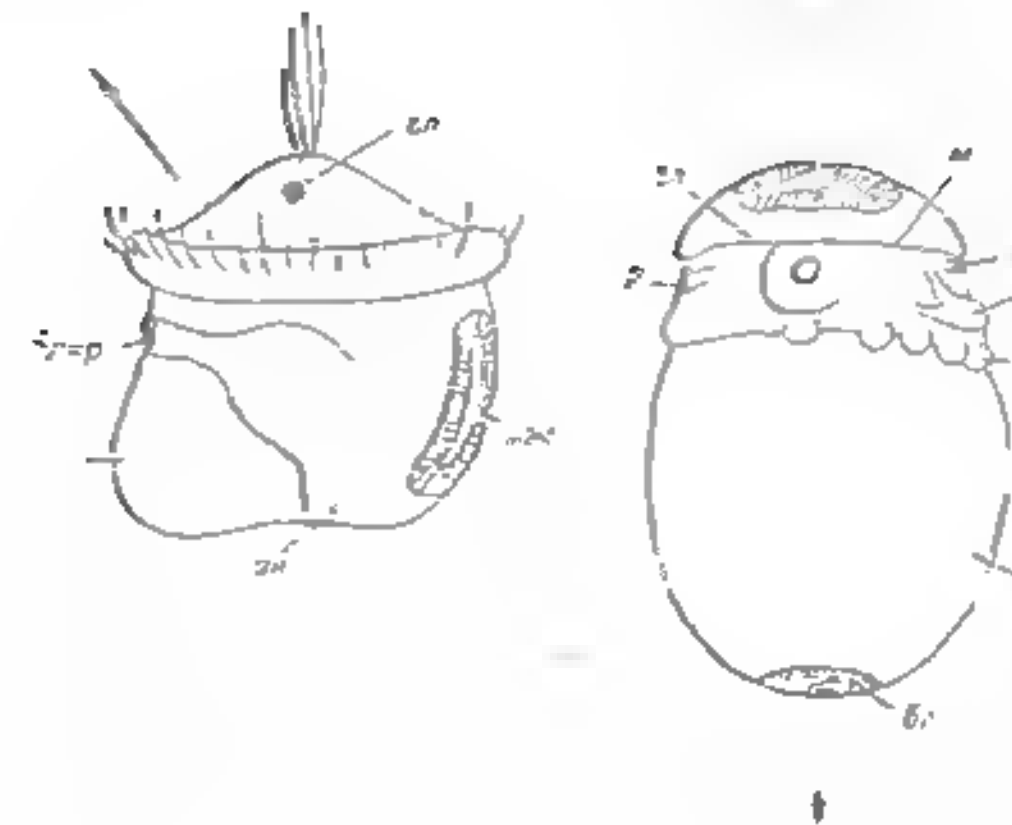


Рис. 203. Сравнение личинки *Gastropoda* (А) и зародыша *Cephalopoda* (Б) (схема).

ан — анус, бл — blastopore, в — зачаток воронки, ел — глаз, жм — желточный мешок, м — мантийная складка, н — нога, р — рот, рж — раковинная железа, щ — щупальца. Стрелкой показано направление ногазительной переднезадней оси.

а передняя — в щупальца, еще больше выдвинувшиеся вперед; одновременно внутренностный мешок сдвинулся к заднему концу тела. Таким образом, в эволюции Головоногих моллюсков большую роль играли гетеротопии, которые находят свое отражение и в онтогенезе. Билатеральная симметрия, свойственная взрослым животным, уже проявляется в форме яиц, которые вытянуты по будущей переднезадней оси и более выпуклы со спинной стороны, чем с брюшной (Watake, 1891). На анимальном полюсе, который соответствует будущему заднему концу, формируется зародышевый диск, в центре которого закладывается раковинная железа; дорсальнее образуются глазные пузыри и стомодеум, а вентральнее — проктодеум, статостигмы, ктенидии и зачатки щупалец и воронки (только зачатки ловчих щупалец у *Seria* располагаются у дорсального края зародышевого диска, — рис. 76 и 203). После того как желточный мешок втянется внутрь, щупальца оказываются на вегетативном полюсе зародыша, а стомодеум смещается в центр образованного ими кольца. *Cephalopoda* — единственная группа животных, у которых передний конец тела совпадает с вегетативным полюсом.

Первичная ресничная личинка выпала также из развития Членистоногих, что тоже повлекло за собой изменения в проморфологических отношениях, которые проявились в разных формах. У Ракообразных, еще сохранивших полное дробление, гастрულიция происходит путем погружения в blastocoel группы blastomeres, реже — путем инвагинации, после чего blastopore исчезает и установить какую-либо связь между ним и отверстиями кишечника не удается. Интересное исключение представляет *Artemia salina*, у которой blastopore с самого начала разделен на две части, причем спереди происходит инвагинация энтодермы и образуется рот, а сзади мигрирует мезодерма и образуется анус (см. рис. 77). Пространственные отношения между частями позднего зародыша *Artemia* сходны с таковыми трохофоры, хотя разрастания дорсальной эктодермы не происходит.

У Креветки *Penaeus trisulcatus* тоже наблюдается полное дробление и инвагинационная гастрულიция, но blastopore остается на заднем конце; на его месте позднее образуется анус, а ротовое отверстие возникает на брюшной стороне недалеко от переднего конца (Zilch, 1979). Таким образом, связь ротового отверстия с blastopore утрачена и установилась вторичная протаксония. Сходные отношения наблю-

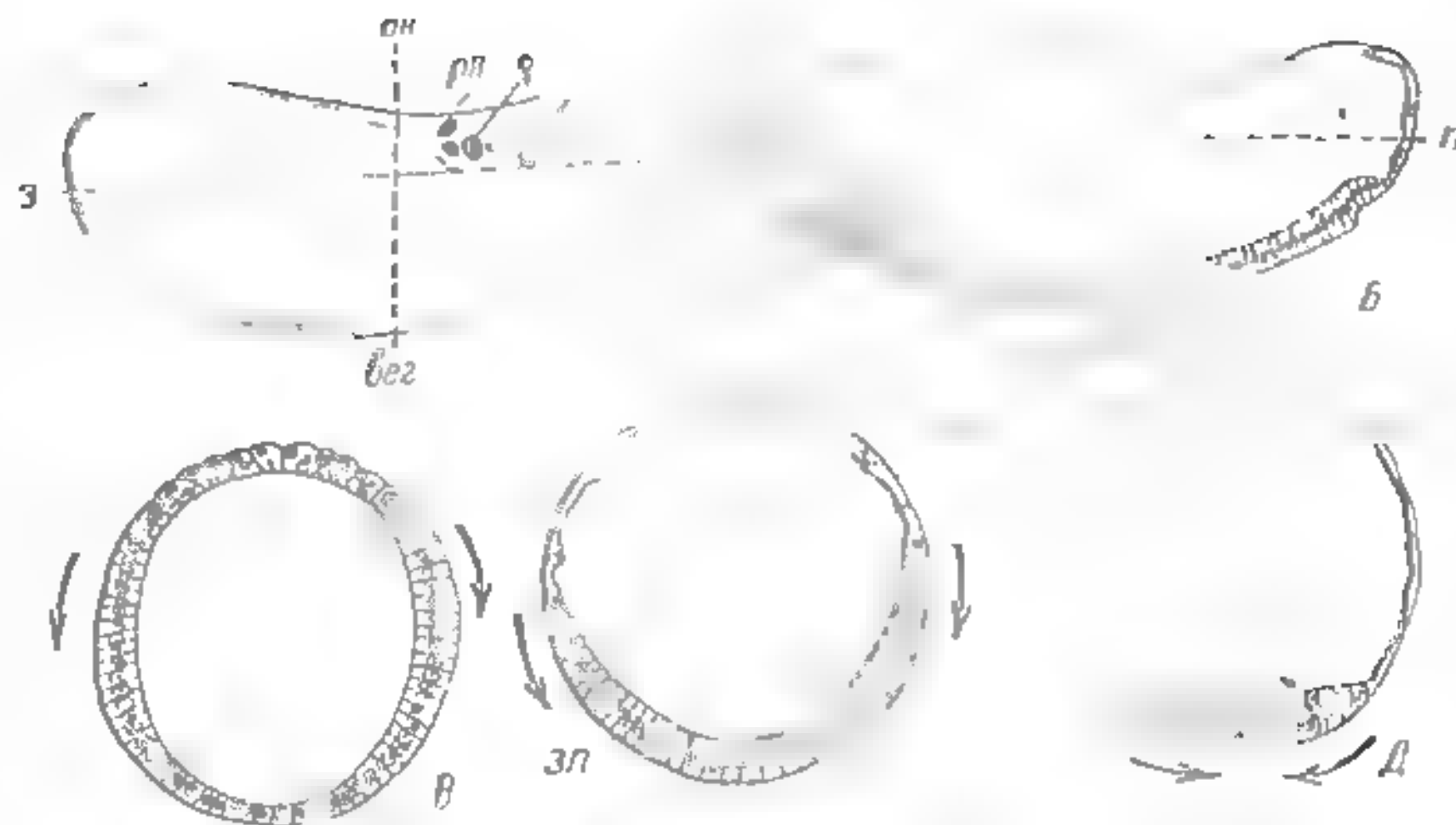


Рис. 204. Соотношение переднезадней и дефинитивной осей у Пилильщика *Pontania* (по: Иванова-Казас, 1981а).

А — яйцо до начала дробления; Б — стадия зародышевой полоски (на сагиттальном разрезе); В, Г и Д — формирование зародышевой полоски и обособление гипобласта на поперечном разрезе. ан-вег — анимально-вегетативная ось, об — внезародышевая бластодерма, зп — зародышевая полоска, л-з — переднезадняя ось, лз — половой зачаток, рп — редуцирующие ядра; ♂ и ♀ — мужской и женский пронуклеусы. Стрелками показано направление перемещения клеток.

даются и у Высших раков с поверхностным дроблением, в зародышевой полоске которых окруженная эктодермальными и мезодермальными телобластами бластопоральная область занимает заднее положение, а рот образуется спереди.

Протаксонные отношения представлены и у Пауков, в бластодерме которых тоже образуется бластопоральная ямка, из которой мигрируют внутрь и распространяются между бластодермой и желтком в анимальном направлении клетки мезэнтодермы. Зародышевая полоска формируется у Пауков не так, как у Ракообразных, а путем стигивания эктодермы к брюшной стороне зародыша. Бластопоральная ямка оказывается на заднем конце зародышевой полоски, где позднее образуется анус, а ротовое отверстие образуется из переднего конца. Протаксония Пауков особенно ясно выражена на карте расположения зачатков в бластодерме, составленной на основании экспериментальных исследований (см. рис. 82).

В то же время у Насекомых наблюдается плагнаксония, которая часто проявляется и в билатерально-симметричной форме яиц (рис. 204). Так, например, в яйце Пилильщика *Pontania* удается различить признаки первичной полярности, выражающиеся в густоте периплазмы, в размерах желточных граюл и в положении редуцирующих ядер на спинной стороне, которую соответственно следует считать анимальной. А на противоположной брюшной стороне формируется зародышевая полоска, медианная часть которой представляет собой бластопоральную область — признак вегетативного полюса. В яйцах многих других Насекомых редуцирующие ядра тоже лежат на спинной стороне, но ближе к переднему концу, а зародышевая полоска располагается в заднебрюшной части яйца (Захваткин, 1974, 1975). В этих случаях анимально-вегетативная ось перекрещивается с переднезадней под острым углом. Очевидно, плагнаксония развилась у Насекомых постепенно.

Таким образом, на примере Членистоногих можно видеть, что даже в пределах одного типа при бесспорно едином плане строения проморфологические отношения могут варьировать в очень широких пределах; эти вариации касаются только хода развития, а не его окончательного результата.

Особенно большие изменения проморфологии вызывает появление вторичного рта. В этом случае бластопор становится зачатком анального отверстия и сохраняет свое первоначальное положение на заднем конце зародыша, восстанавливаются протаксонные отношения, разрастания дорсальной эктодермы не происходит, весь ход развития упрощается и становится более рациональным. Такая вторичная протаксония уже отмечена выше у Пауков и Высших раков, но она особенно характерна для Deuterostoma. Яснее всего она выражена у Euteleostomi и их личинки — торнарии, а также у личинок Иголокожих, но в последнем случае анальное отверстие несколько сдвинуто на брюшную сторону, что, возможно, является остаточным проявлением характерной для низших Bilateria гетеротопии.

Вторично протаксонными животными являются также Chaetognatha, хотя у них бластопор не становится анальным отверстием.

У Панцетника, Асцидий и у низших Позвоночных с голобластическим развитием продольная ось зародыша образует с анимально-вегетативной осью острый угол. Светлов (1967, 1970) склонен рассматривать их как протаксонных животных, а Костистых рыб и Amphiota он считает плагнаксонными. Такую характеристику Костистых рыб нельзя считать бесспорной; передний конец зародыша находится у них приблизительно в центре зародышевого диска, т. е. на анимальном полюсе, тело тянется по одному из меридианов, а желточная пробка (бластопор) примыкает к его заднему концу — отношения, близкие к протаксонии. Что же касается Amphiota, то анализ их проморфологических отношений сильно затруднен и тоже допускает различное толкование.

В организации Bilateria, перешедших к сидячему образу жизни, происходят значительные изменения, которые чаще всего состоят в сближении ротового и анального отверстий на апикальном конце тела. У Sipunculida, которые живут, погрузившись в ил, формируется личинка трохофорного типа, анальное отверстие образуется довольно поздно и с самого начала несколько сдвинуто на спинную сторону. Из-за более интенсивного роста вентральной стенки тела в конце метаморфоза оно оказывается расположенным на апикальном конце. Это означает искривление переднезадней оси (но не анимально-вегетативной, так как анус не имеет отношения к бластопору). Однако Беклемишев (1964а) полагает, что смещение ануса не оказывает влияния на переднезаднюю ось, и для типа Sipunculida употребляет также название Prosopygia.

Аналогичные изменения происходят также и в развитии Photonida с той лишь разницей, что рост вентральной эктодермы сосредоточен в сравнительно небольшой области, которая вворачивается внутрь в форме брюшного (метасомального) кармана, и переход от личиночного плана строения к дефинитивному совершается за считанные минуты во время метаморфоза (см. рис. 173, 174). Тем не менее Беклемишев дает Форонидам иную характеристику — базальный колец тела взрослого животного, развивающийся на вершине выпянувшегося метасомального кармана, он считает серединой брюшной стороны и в качестве синонима Tentaculata употребляет название Podaxonida. На мой взгляд, в проморфологическом отношении Sipunculida и Tentaculata очень близки к сближению этих групп в гораздо большей степени препятствуют различия в строении личинок.

У Иголокожих прикрепленный образ жизни привел к переходу от билатеральной к вторичной радиальной симметрии, который совершился через дисимметричную фазу (см. рис. 169). Ископаемые остатки подкожного скелета древних Иголокожих позволяют проследить познание и упорядочивание древней билатерально-пакральных бороздок (см.: Беклемишев, 1964а). Остатки более древней билатеральной симметрии проявляются у современных Иголокожих в интеррадиальном положении мадрепоровой пластинки и осевого синуса. Но после возврата к подвижному образу жизни у Голотурий и некоторых Морских ежей появились признаки вторичной билатеральной симметрии.

Представляет интерес тот факт, что отношения между морфологическими осями

прямая дейтеростомия, при которой рот образуется в заметной связи с бластопором, — у *Deuterostomia* и некоторых *Crustacea*.

Сальвини-Плавен, подобно Зинингу и Фиорони, считает вторичный рот производным первичного, но он правильно трактует эволюцию морфологических отношений. Однако слабым местом его гипотезы является 5-й этап предполагаемого эволюционного процесса, недостаточно подкрепленный фактически. Неясно также, как возникает „заранее смещенный бластема“.

Согласно третьей точке зрения по рассматриваемому вопросу, вторичный рот является таковым не только в онтогенетическом смысле, но и в филогенетическом. Так, по мнению Нильсена и Норреванга (Nielsen, Norrevang, 1985), вторичный рот *Deuterostomia* развился за счет одной из гастральных пор гипотетической Торнеи, поскольку эта фантастическая гипотеза уже рассмотрена выше (см. с. 371), возвращаться к ней нет надобности. Большинство зоологов предполагает возникновение вторичного рта как новообразование. Этой точки зрения придерживались, в частности, Ламер (Lamere, 1905, 1930), который развивал взгляды Ван Бенедена и выводил Хордовых из *Ceriantharia*, Делсман (Delsman, 1913), принимавший происхождение Хордовых от аннелидных предков, и др. Большинство этих гипотез представляет теперь лишь исторический интерес. Более внимательного рассмотрения заслуживают взгляды Беклемишева (1964а), в основе которых лежит идея, высказанная еще Мечниковым (1874), что организация диплеврулы может быть выведена из таковой Гребневику. По Беклемишеву, ось радиальной симметрии этих животных стала продольной осью диплеврулы, сагиттальные плоскости в обоих случаях совпадают, апикальный орган диплеврулы выводится из аборального органа Гребневику, а три пары целомических мешков — из расположенных тремя ярусами гастральных дивертикулов (см. рис. 168). Чтобы объяснить, почему бластопор, играющий роль ротового отверстия у Гребневику, становится у диплеврулы анусом, Беклемишев высказывает предположение, что у предков *Deuterostomia*, перешедших к ползанию на одной из пар конечностей, происходило такое же смещение бластопора вперед, как у современных *Scapoda*, но потом бластопор стал временно замыкаться, из-за чего связь между ним и ротовым отверстием была утрачена и рот стал прорываться на новом месте, а на месте бластопора оказался анус.

Возможность выведения Вторичноротых из Гребневику весьма сомнительна, представляет интерес мысль, что предпосылкой для возникновения вторичного рта было временное замыкание бластопора.

Дикаев (1991) высказал интересное предположение, что первоначально между бластопором и ртом вообще никакой связи не существовало, но я полагаю, что это не так. В процессе эволюции ротовое отверстие появилось первым (среди *Hydrozoa* есть виды, у которых бластопора еще нет, так как гастрация имеет аполярный характер), но именно существование рта могло послужить причиной того, что выделение энтодермы стало концентрироваться на месте будущего рта и возникла униполярная гастрация. С этой точки зрения бластопор — это зачаток ротового отверстия. Тем не менее связь между бластопором и ртом у *Hydrozoa* еще легко нарушается. Бластопор находится на заднем конце личинки, а после прикрепления обычно находится сверху, где и прорывается рот. Но у некоторых видов личинка прикрепляется к субстрату апикобазальной осью формирующегося полипа не совпадая с осью личинки; тогда положение рта определяется этой новой осью личинки, а не осью бластопора. Лишь после выработки гастральной инвагинации (у *Scapoda*) между бластопором и ртом устанавливаются прямые и постоянные отношения.

У *Hydrozoa*, *Ctenophora* и некоторых *Bilateria* сразу после инвагинации энтодерма через то же отверстие впячивается часть эктодермы, из которой развивается передняя кишка. В тех случаях рот находится на месте бластопора, хотя самому бластопору соответствует то место, где передняя кишка открывается в среднюю. Однако

очень часто бластопор рано замыкается или энтодерма погружается внутрь в ниде плотного зачатка (например, у *Ascaridia*, — см. рис. 67), и тогда передняя кишка закладывается как независимое впячивание эктодермы (стомодеума), что является предпосылкой для возникновения вторичного рта. Так, у Палеонемертины *Proserphothrix* зачаток стомодеума располагается непосредственно впереди от бластопора (см. рис. 69), а у большинства Голлонемертин стомодеум образуется на некотором расстоянии от бластопора гораздо ближе к переднему концу; у *Tetraselmis* он прорывается в глубокую часть архентерона даже еще до замыкания бластопора (см. рис. 71). Таким образом, у Голлонемертин фактически уже представлен вторичный рот. Но на этом история ротового отверстия не кончается, так как позднее стомодеум сливается с ринкодеумом (зачатком влагалища хоботка), а иногда (например, у *Tetraselmis*) первичный стомодеум редуцируется и заменяется вторичным, развивающимся из дивертикула ринкодеума (Лебединский, 1898).

Полностью утрачена связь между бластопором и ртом также у *Gordiacea* (Montgomery, 1904; Inoue, 1958; Малахов, Спиридонов, 1984); это, по-видимому, обусловлено тем, что личинки этих червей не питаются, и рот образуется намного позднее конца гастрации. Возникновение вторичного рта у Головоногих моллюсков было связано с переходом от полного дробления к дискоидальному, а у Пауков и Высших раков — с положением зоны роста впереди от бластопоральной области, из-за чего последняя сохраняет в зародышевой полоске заднее положение и в этой области образуется анус. Как исключение вторичный рот встречается у Полихеты *Eunice sobiensis* (Akeson, 1967a), у Брюхоногих моллюсков *Viviparus viviparus* (Dauterl, 1929; Fioroni, 1979a) и у *Siphoia quadratus* (Fukuoka et al., 1987).

Таким образом, пути и причины возникновения вторичного рта очень разнообразны. По всей вероятности, в эволюции онтогенеза „настоящих“ *Deuterostomia* сначала происходило такое же постепенное смещение стомодеума вперед, какое наблюдается в сравнительно-эмбриологическом ряду Немертин (процесс, который можно трактовать как гетеротопию 1-го типа), а затем рот стал прорываться сразу на своем окончательном месте (гетеротопия 2-го типа).

Обсуждая проблему происхождения вторичного рта, следует иметь в виду, что переход от „типичной протостомии“ к „типичной дейтеростомии“ должен был сопровождаться изменениями в характере морфогенетических движений и в перспективном значении обширных областей экто- и энтодермы. Совершенно очевидно, что такая кардинальная перестройка всей программы развития не могла произойти внезапно в результате какой-то макромутации, а была многоступенчатым процессом. Не следует забывать также, что вторичный рот не является чем-то присущим только настоящим *Deuterostomia*, а встречается также у многих *Protostomia*.

Проблемы метамерии

Метамерия широко распространена в животном царстве и является важным элементом плана строения. Она характеризует почти всех целомических животных, метамерными являются также стробилы Сифомедуз и Ленточных червей.

Метамерией называется правильное повторение одноименных органов вдоль продольной оси тела. Если метамерия распространяется на целое, ее называют также сегментацией (правда, в зарубежной литературе истинной метамерией считают сегментацию, а членистость *Ctenophora* называют псевдометамерией). По количеству сегментов различают олигомерные и полимерные животные. У *Polymeta* (т. е. *Articulata*, к числу которых относятся Кольчатые черви и Членистоногие) количество сегментов варьирует в очень широких пределах: от 6 у *Dinophilus* до неопределенно большого. У *Oligomera* (т. е. *Tentaculata*, *Pogonophora*, *Chaetognatha* и др.) количество сегментов обычно не превышает 2 или 4, при этом метамерия про-

являются главным образом в расчленении целома и метамерии, а не в отстранении на другие органы; если наблюдается внешнее расчленение тела (прото-, мезо- и метасомы), последние не сходны друг с другом. Просома выполняет различные функции и часто редуцируется, мезосомы содержат ротовое отверстие, несет щупальца, а метасома является главнымместилищем внутренностей. Поэтому метамерию *Oligomete* называют не сегментацией, а регионализацией (Siewing, 1981; Иванов, 1995). Различия между *Polymete* и *Oligomete* усугубляются тем, что у первых целомическая мезодерма развивается в типичном случае телобластическим способом, а у вторых — энтеропельным. Из этого следует, что при обозначении малосегментных Аннелид (например, *Dinorhynchus*) как олигомерных форм (Иванов, 1937; Беклемишев, 1964а) допускается неточность, которая может вызвать и смысловую путаницу.

С другой стороны, к *Oligomete* близки Иглокожие и Хордовые, в основе организации которых лежат те же три отдела целома. У Иглокожих регионализация сильно замаскирована сменой типа симметрии, а у Хордовых произошла вторичная метамеризация телоцелей.

Эволюционные и онтогенетические пути возникновения метамерии в разных случаях различны. Метамерия стробилы Сцифомедуз и Цестод является следствием не доведенного до конца поперечного деления, при котором развивающиеся из фрагментов тела особи сохраняют связь друг с другом. При этой форме бесполого размножения (стробилиции) на одном конце стробилы имеется зона роста, а от другого конца отделяются достигшие определенной стадии развития дочерние индивиды, и весь процесс сильно растянут во времени.

Во второй половине прошлого столетия многие зоологи таким же образом трактовали сегментацию Аннелид; эти представления получили название стробилирной теории, или теории кормуса (Kormentheorie). Еще Геккель (Haeckel, 1866, — цит. по: Lang, 1903) рассматривал метамерии (термин, предложенный им самим) как индивиды IV порядка, которые первоначально были настолько независимы, что легко отделялись и могли существовать самостоятельно. Гегенбаур (Gegenbaur, 1870) полагал, что сегменты тела Кольчатых червей образуются, подобно членикам Цестод, путем почкования. У Гатчека (Hatschek, 1878, 1888—1891) теория кормуса является прямым продолжением трохофорной теории. По его предположению, Трохозоон был способен размножаться путем поперечного деления, но позднее получающиеся индивиды объединились в цепочку, причем самый передний из них стал играть роль кормилицы (Amme), а остальные утратили свой передний отдел с церебральным ганглием, органами чувств и ротовым отверстием, но испытали более сильное развитие других систем органов, в частности половой. В обширной монографии, посвященной проблеме преобразования колонии в индивид высшего порядка, Перье (Perrier, 1898) посвятил несколько глав происхождению Кольчатых червей из линейных колоний. С точки зрения теории кормуса, у Аннелид наблюдается метанез — трохофора представляет бесполое поколение, а содержащие гонады сегменты — половое поколение. Подробный критический разбор этой гипотезы дал Ланг (Lang, 1903).

Против теории кормуса можно выдвинуть следующие возражения. При формировании колоний у *Bilateria* почки отделяются от того фрагмента тела исходного индивида, в котором заключены все важнейшие органы; в линейных колониях таким продуцирующим почки зооидом обычно служит передний, а на заднем конце располагаются самые старые из дочерних зооидов. Совсем иные отношения наблюдаются у Аннелид — у них зона сегментообразования связана с пигилием, который содержит только анальное отверстие; соответственно на заднем конце располагаются самые молодые, зарождающиеся сегменты. Это свидетельствует о том, что у Аннелид мы имеем дело не с почкованием, а с особой формой ритмического роста.

Против колоннального происхождения Кольчатых червей Ланг (Lang, 1903) выдвинул следующие соображения. Индивиды, возникшие путем бесполого размно-

жения, сохраняют длительную связь друг с другом и образуют стойкие колонии только в тех случаях, когда все (или большинство) из них служат для питания (как у колоний Губок, Кишечнополостных, Мшанок, Асцидий) и рост колонии сопровождается увеличением числа питающихся особей, чего нет у Кольчатых червей.

В настоящее время взгляды, близкие к стробилирной теории, высказывают лишь немногие авторы (Короткова, 1979; Novák, 1985, 1992).

Другой возможный способ возникновения метамерии в процессе эволюции состоит в увеличении числа и упорядочении расположения одноименных органов (дивертикулов кишки, нефридиев, половых желез и т. д.). Зачаточная форма такой метамерии (ее иногда называют псевдометамерией) наблюдается у примитивного Моллюска *Neopilina galathea* (класс *Monoplacophora*). У Неопилины при нерасчлененном целоме имеется 6 пар целомодуктов, 5 пар ктенидиев, 2 пары предсердий и 8 пар мускулов-ретракторов ноги; все эти органы располагаются вдоль продольной оси, но несогласованно друг с другом (Lemche, 1959). По мнению Беклемишева (1964а), таким же путем возникла метамерия Кольчатых червей, причем сначала установилось расположение пароподий и связанных с ними мышц, потом возникли метамерные ганглии и произошло расчленение целома. В пользу таких представлений говорит способ развития так называемых ларвальных сегментов.

Еще одну гипотезу возникновения метамерии у Кольчатых червей выдвинул Кларк (Clark, 1964). Он полагает, что разделение целома на не сообщающиеся друг с другом части способствует выполнению его основной функции гидростатического скелета.

Выше уже показана несостоятельность цикломерных теорий происхождения целома и метамерии в отношении Аннелид и Членистоногих. Менее ясен этот вопрос в том случае, когда речь идет об олигомерных животных. Энтеропельное образование целома хорошо выражено у *Chaetognatha*, *Pogonophora*, некоторых *Tentaculata*, *Echinodermata*, *Hemichordata* и Ланцетника, но прото-, мезо- и метасомы обособляются как независимые выпячивания стенки архентерона только у некоторых *Enterozoa* и Ланцетника, чаще же вначале обособляется одна пара целомических мешков, каждый из которых потом разделяется на три части. Поэтому все большее признание получает идея, что расчленение целома у *Oligomete* не изначально, а произошло вторично и обусловлено тем, что средние части целомических мешков, от которых отходят дивертикулы в щупальца, обособились, чтобы обеспечить тургор щупальцевого аппарата (Иванов, 1955, с. 381; 1963; Clark, 1964).

В онтогенезе многих животных сменяются два разных способа формирования сегментов. Факты такого рода легли в основу учения о ларвальных и постларвальных сегментах, или теории первичной (точнее — онтогенетической) гетерономности сегментов, разработанной Ивановым (1928, 1933, 1937, 1940, 1944, 1945). Иванов установил, что у Кольчатых червей и Членистоногих послеротовая часть трохофоры или зародыша распадается сразу на несколько ларвальных сегментов, причем метамерия проявляется в первую очередь в эктодермальных структурах и лишь позднее распространяется на мезодерму. Последняя образует сначала две мезодермальные полосы, которые расчленяются на два ряда сомитов, после чего схизоцельным способом образуются целомические полости; иногда эта ларвальная мезодерма остается нерасчлененной. Затем на заднем конце появляется зона роста, из которой последовательно (один за другим) формируются постларвальные сегменты. При этом вначале образуются мезодермальные сомиты, а в эктодерме метамерия проявляется позднее. У некоторых Полихет постларвальная мезодерма образуется не из мезодермальных телобластов, а из дедифференцированной эктодермы зоны роста.

Для различения ларвальных и постларвальных сегментов могут служить и некоторые особенности процесса регенерации. При ампутации заднего конца у Кольчатых червей сначала восстанавливается зона роста, которая затем начинает продуцировать

1974) утверждает, что во всех основных группах этого типа (Crustacea, Trilobita, Chebecerata, Tracheata) число передних ларвальных сегментов равно 6 (включая найденный у некоторых видов преантеннальный), но чтобы распространить это положение на Ракообразных, ему пришлось отнести оба максиллярных сегмента к числу ларвальных, что совершенно не согласуется с эмбриологическими фактами. В более поздней работе Мельников (1974) сообщает, что и число задних ларвальных сегментов у Членистоногих всегда равно 7, не подкрепляя это убедительными аргументами. В общем концепция Мельникова представляет собой искусственное построение, разделяющее все слабые стороны других цикломерных теорий.

Ряд других авторов (Шаров, 1965; Пучкова, 1972) тоже используют учение П. П. Иванова для построения различных филогенетических схем, воспринимая только формальную сторону этого учения — идею о существовании более древних ларвальных и более молодых постларвальных сегментов и придавая чрезмерное значение числу первых при конструировании образа гипотетического предка. Согласно другой точке зрения на явление онтогенетической тетерономности сегментов, у полимерных Protostomia различия между ларвальными и постларвальными сегментами чисто онтогенетические, и у них следует различать не более древние и более молодые сегменты, а более древний и более молодой (выработавшийся вторично) способ формирования сегментов. В зависимости от того, какой из этих способов признается первичным, сторонники этой точки зрения разделяются на два лагеря. Ментон (Manton, 1949), Ливанов (1955) и Андерсон (Anderson, 1959, 1966) считают первичным развитие сегментов из зоны роста. Ментон изложив свои взгляды в обширной монографии, посвященной развитию нескольких видов *Peripatopsis* (подтип Onychophora). Недавнего времени развитие Онихофор было плохо известно, и П. П. Иванов предположил, что у них имеется 5 ларвальных сегментов. Но Ментон на основании собственных наблюдений пришел к выводу, что все многочисленные сегменты *Peripatopsis* развиваются по постларвальному типу — их мезодерма происходит из зоны роста. Целомические мешки формируются последовательно один за другим и проявляется метамерия прежде всего именно в мезодерме (рис. 207). А так как ларвальные сегменты отсутствуют и у некоторых Полихет, Ментон признала такие отношения первичными. По ее мнению, ларвальный способ формирования сегментов возник вторично как приспособление к условиям личиночной жизни, ларвальные сегменты формируются ускоренным способом, чтобы обеспечить выполнение функций личинки. Образование ларвальных сегментов при развитии из богатых желтком яиц без личинки (например, у Мечехвостов) трактуется ею как рекапитуляция зародышем личиночного состояния. Явно вторичную редукцию ларвальных сегментов у Олигохет Ментон связывает с утратой этими червями личиночной стадии, а отсутствие ларвальных сегментов у Онихофор она объясняет предположением, что их водные предки обособились от общего ствола с Аннелидами еще до того, как у последних образовалась трохофора.

Ливанов тоже считает личинку вторичной вставкой в онтогенезе Полихет; по его мнению, метамерия появилась сначала у донной формы как приспособление к ползанию с помощью параподий и лишь позднее стала проявляться на более ранней личиночной стадии. Это пришло в конце концов „...к обособлению личиночной и импегнальной мезодермы с дифференцировкой соответствующих зачатков и с обособлением «ларвальных» и «постларвальных» сомитов...” (Ливанов, 1955, с. 148–149). Как можно видеть, взгляды Ливанова и Ментон базируются на представлении о вторичном происхождении ресничных личинок, несостоятельность которого показана в предыдущей главе.

Иначе рассценивает ларвальные и постларвальные сегменты Беклемишев (1964а). Хотя он трактует проморфологию Кольчатых червей в духе цикломерных теорий, он полагает, что предками были организмы, больше похожие на паренхимную, чем на взрослых Кишечнополостных с хорошо развитыми гастральными карманами.

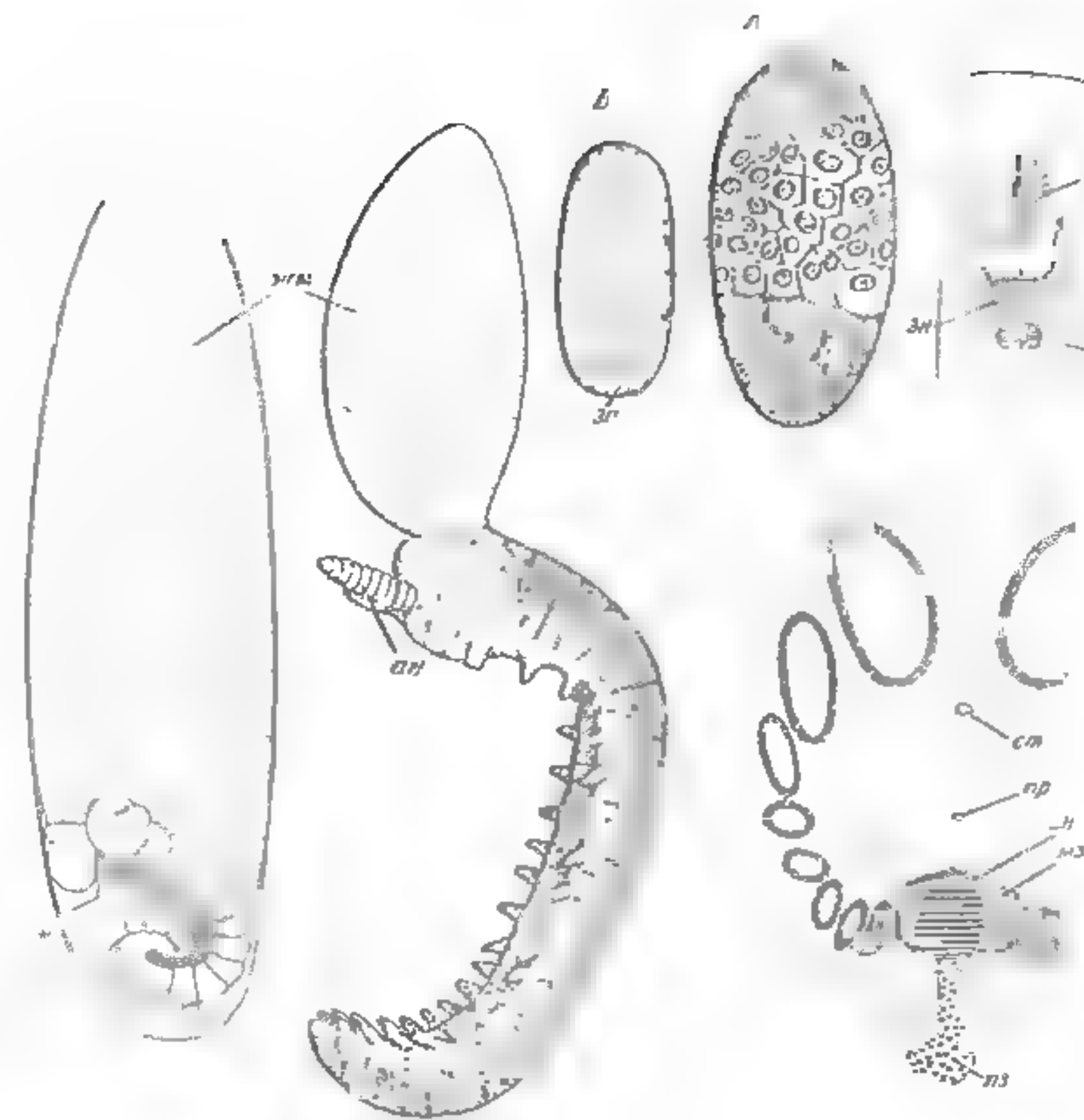


Рис. 207. Развитие *Peripatopsis sedgwicki* (по: Manton, 1949).

А — стадия 55 бластомеров, Б — образование зародышевой полоски, В — поздняя зародышевая полоска, Г — рассасывание желточного мешка, Д — ранняя зародышевая полоска при большем увеличении, Е — стадия 8 пар сомитов, ан — антенны, жм — желточный мешок, эп — зародышевая полоска, лз — мезодерма, пр — проктодеум, ст — стомодеум, ст-пр — стомодеальная щель, эм — энтодерма.

Он указывает, что у нектохеты олигомерных Аннелид (*Dinophilus*, *Myzostomum*) представлена метамерия упорядочивания, которая затрагивает в основном производные эктодермы, а метамерия мезодермы имеет подчиненный характер или даже отсутствует. Из этого следует, что исходные Кишечнополостные имели фациобласт, эпителизованный только в центральной части и аморфный в периферических частях. Лишь позднее и в периферических частях фациобласта схизоцельным путем возникли полости и произошла его эпителизация, т. е. возник целом. Соответственно этим представлениям, предками целомических животных могли быть формы, сходные с современными Турбелляриями или Немуртинами.

Беклемишев тоже признает, что в эволюции Кольчатых червей произошло увеличение количества сегментов. Вследствие этого „тело полимерных аннелид настолько вытянулось в длину, что за счет яйца оно сразу развиться не может, в силу этого на заднем конце личинки возникла зона роста; этот рост приобретает субтерминальный и ритмический характер и ведет к последовательному приращению одного за другим коротких, вполне законченных отрезков тела, сразу способных функционировать

в то время, когда рост в длину еще продолжается" (Беклемишев, 1964а, т. 1, с. 220); „по существу, метамерия постларвальных сегментов скорее всего вполне аналогична парвальной метамерии, но усилена благодаря субтерминальному росту животного в длину, сопровождаемому ритмической дифференцировкой сегментов. Этот способ роста представляет собой технический прием для наиболее удобного построения сильно вытянутого в длину тела" (там же, с. 222).

Приняв точку зрения Беклемишева, мы можем заключить, что ларвальный способ развития сегментов более примитивен и рекапитулирует исторический процесс возникновения метамерии путем упорядочивания расположения органов и схизоцельное происхождение целома, а тип развития постларвальных сегментов не имеет рекапитуляционного значения, это „технический прием", выработавшийся в результате рационализации развития. Такая трактовка первичной гетерономности сегментов снимает проблему „внезапного появления постларвального тела" и значительно облегчает понимание вариаций в количестве ларвальных сегментов. Учитывая преимущества развития сегментов из зоны роста, можно предположить, что в эволюции онтогенеза сегментирования животных должна проявляться тенденция к сокращению числа сегментов, развивающихся старым, менее рациональным способом, вплоть до полного их исчезновения, что и наблюдается у некоторых Полихет и Олихофтор, а наличие большого количества ларвальных сегментов у некоторых Полихет следует считать примитивным признаком. Но иногда наблюдается и увеличение количества сегментов, развивающихся по ларвальному типу. Так, у примитивных Хелицеровых — Мечехвостов — имеются 4 ларвальных сегмента, соответствующих хелицерам, ледипальпам и двум парам ходных ног, но у более высоко организованных Паукообразных по ларвальному типу (путем расчленения зародышевой полосы) развиваются также сегменты 3-й и 4-й пары ног (Вагнер, 1894; Holm, 1940; Yoshikura, 1955; Weygoldt, 1964, 1975). Таким образом, граница между ларвальными и постларвальными сегментами у Паукообразных сдвинулась на два сегмента назад и практически совпала с границей просомы и олистосомы. Можно предположить, что это изменение в ходе развития обусловлено влиянием, которое оказала вторичная (функциональная) гетерономность сегментов на их формирование.

Интересные вариации процесса сегментации наблюдаются у Насекомых. Путем сгущения клеток бластодермы образуются зародышевые полосы, которые, по Краузе (Krause, 1939), могут быть подразделены на три типа: короткий, полудлинный и длинный. В первом случае (например, у Сверчка *Tachycines*) зародышевая полоска состоит только из головных нопастей и зоны роста. В полудлинных зародышевых полосках, широко распространенных у Hemimetabola, содержится также материал нескольких передних сегментов. Длинная зародышевая полоска, характерная для Holometabola, не имеет зоны роста и расчленяется сразу на окончательное количество сегментов. Иванов (1940), наблюдавший расчленение полудлинной зародышевой полоски Саранчи на 6 сегментов, описал передние 5 как ларвальные, а 6-й (проторакальный) посчитал первым постларвальным сегментом, раннее обособление которого объяснил тем, что в области этого сегмента располагается так называемый центр дифференциации. Тот факт, что у Насекомых количество сегментов, развивающихся без участия зоны роста (т. е. ларвальных), варьирует, Иванов объяснял различиями в деятельности центра дифференциации. „Короткая полоска (Иванов называл короткой такую зародышевую полоску, которая состоит из ларвальных сегментов, т. е. полудлинную полоску Краузе) возникает в том случае, если центр дифференцировки ко времени ее появления вызвал организацию только тех частей зародыша, которые сплываются впереди от него (т. е. всей головы с челюстными придатками). Длинная же зародышевая полоска возникает тогда, когда ко времени ее появления центр дифференцировки оказал свое действие в направлении и вперед от себя и назад" (Иванов, 1945, с. 173). В этих словах содержится признание того, что морфологические проявления первичной гетерономности могут изменяться под влиянием физиологических механизмов развития.

По мнению Краузе, эволюция зародышевой полосы Насекомых направлена в сторону ее удлинения. Постепенное ослабление роли зоны роста может быть объяснено происшедшим в эволюции Насекомых вторичным сокращением числа сегментов, увеличением количества желтка и переходом от анаморфоза к эпиморфозу. Заваткни (1975) полагает, что тенденция к удлинению зародышевой полосы связана у Насекомых с усилением морфогенетического значения периплазмы, в которой преформируется все большая часть зародыша.

Представляют интерес случаи, когда по ларвальному типу развивается несколько сегментов на заднем конце. Три таких сегмента обнаружены у Многоножки *Rhysida* и два у *Henseniella* (Иванов, 1940; Tiegs, 1945). По этому поводу Иванов писал: „Такой своеобразный способ образования зародышевой полосы у *Rhysida*, очевидно, является способом устранения того неудобства, которое представляет для формирования законченного тела сложного строения присутствие на заднем конце тела недоразвитых неполноценных сегментов, возникающих как обязательное следствие телобластического образования сегментов в зоне роста" (Иванов, 1944, с. 73). Все это показывает, что граница между ларвальными и постларвальными сегментами не является чем-то строго фиксированным, даже положение зоны роста может смещаться, и количество ларвальных сегментов не может служить надежным основанием для далеко идущих филогенетических выводов.

Изложенные выше соображения, совершенно справедливые в отношении Articulata, по-видимому, не распространяются на Pogonophora и Chordata, у которых мы имеем дело с группой первичных сегментов (точнее — регионов) и группой вторичных сегментов, получившихся путем расчленения самого заднего региона. У этих животных два способа формирования сегментов в онтогенезе соответствуют двум разным филогенетическим процессам.

В заключение замечу, что называть первичной гетерономностью существование ларвальных и постларвальных сегментов у Аннелид и Членистоногих неправильно. С эволюционной точки зрения первично-гетерономными являются только отделы тела олигомерных животных, так как они изначально неоднородны. А сегменты Articulata (как ларвальные, так и постларвальные) изначально гомономны, хотя они часто приобретают вторичную гетерономность — функциональную, проявляющуюся у взрослых животных, и онтогенетическую, обусловленную появлением нового способа их развития на постэмбриональных стадиях.

Закон онтогенетической дивергенции К. Бэра

В характеристику окончательного плана строения животных входят не только архитектурные признаки, но и построение тела из одной клетки или из многих, из двух зародышевых листков или из трех, наличие некоторых своеобразных органов, вроде хорды или амбулаторной системы, и т. д., причем эти признаки появляются в определенной последовательности. Принимая монофилетическое происхождение Многоклеточных животных, мы должны признать, что существование в животном царстве разных планов строения тесно связано с открытым Бэром явлением онтогенетической дивергенции. Как уже отмечалось, закон Бэра сыграл большую роль в утверждении эволюционного учения. Сходство зародышей на ранних стадиях развития рассматривалось как указание на близкое родство сравниваемых животных, а появление на более поздних стадиях различий — как повторение в онтогенезе эволюционной дивергенции. В то же время этот закон заставил внести существенные коррективы в понимание рекапитуляции. Но закон Бэра (как и биогенетический закон) не является универсальным. Как отмечает Северцов (1939), он действителен только для органов, которые эволюционировали по типу анаболии, а органы и признаки, возникшие в результате архаллаксиса, этому закону не подчиняются.

желтком, в результате дискоидального дробления формируются бластоиды, из которого прямо (минуя стадию хвостатой личинки) развивается так называемый цвато-зооид; последний у примитивного рода *Pygostremia* похож на маленькую Асцилию. Цвато-зооид, все еще оставаясь внутри яичевой оболочки, путем почкования дает начало маленькой колонии, которая переходит к свободной пелагической жизни. Развитие Сальп во многом отличается от такового Пиромид, но стадии нейрулы и хвостатой личинки и прикрепление у них тоже отсутствуют. Здесь мы встречаемся с редким случаем, когда вторичные изменения в ходе развития затрагивают важные в стратегическом отношении стадии. Причины этого ясны. План строения взрослых Оболочников (за исключением Аппендикулярий) имеет мало общего с таковым типичных Хордовых, поэтому стадии нейрулы и хвостатой личинки утратили свое стратегическое значение. Стадия свободноплавающей личинки, сохраняющая план строения Хордовых, необходима Асцилиям при их сидячем образе жизни, но у ставших пелагическими Долиолид, Пиромид и Сальп необходимость в расселительной личинке отпала. Личинка Долиолид уже проявляет признаки упрощения, а у Пиромид и Сальп и сама личинка, и подготавливающая ее стадия нейрулы перестали формироваться, что можно расценивать как полезное упрощение (рационализацию) развития. Если бы мы захотели изобразить онтогенетическую дивергенцию Оболочников на нашей схеме, нам пришлось бы линию Сальп и Пиромид вести непосредственно от Oligomete, что совершенно не соответствует филогении этих животных.

Всего сказанного выше достаточно, чтобы признать справедливость и большое теоретическое значение закона Бэра, который проявляется уже на самых ранних стадиях развития. Онтогенетическая дивергенция происходит главным образом на стратегически важных стадиях, на которых определяются основные признаки плана строения животных. В общих чертах она повторяет процесс эволюционной дивергенции, хотя в отдельных случаях полного совпадения между ними может и не быть. Что же касается тактических признаков адаптивного характера, то они легко возникают и исчезают и дают множество примеров конвергенции и параллелизма. Большею устойчивостью обладают признаки, возникшие в результате эволюционного усовершенствования самого процесса развития (в том числе и некоторые „технические приемы“ — спиральный тип дробления, телобластический или зитероцельный способ образования мезодермы); они меньше зависят от случайных внешних причин и часто характеризуют большие группы филогенетически родственных животных. Но и такие признаки (например, вторичный рот) могут возникать в разных группах независимо.

Глава VIII

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ

Жизненный цикл можно определить как совокупность характерных для данного вида последовательно сменяющихся стадий, после чего наступает снова исходная стадия. В простейшем случае жизненный цикл Метазоона начинается со стадии зиготы и завершается смертью, но предварительно достигший зрелости индивид производит половые клетки, с которых начинается новый цикл. Такой жизненный цикл есть в сущности сяноним онтогенеза; именно его имел в виду Егерстен, говоря о пелаго-бентическом цикле низших Metazoa. Но существуют более сложные циклы, включающие в себя несколько разнородных поколений с их онтогенезами. В зависимости от того, сколько поколений включают в себя разные циклы, их можно обозначить как моногенетические, дигенетические, тригенетические и т. д.

Существование сложных жизненных циклов обычно бывает связано с наличием наряду с нормальным половым размножением партеногенеза или бесполого размножения. Чередование нормального полового поколения и партеногенетического называется гетерогонией, а чередование полового и бесполого поколения — метазенезом.

Гетерогония

Партеногенез — это вторично упрощенное половое размножение, при котором новые индивиды развиваются из неоплодотворенных женских половых клеток. Если исходной стадией развития служит зрелое яйцо, из него развивается гаплоидный организм. Это наблюдается, например, при факультативном партеногенезе Пчел, Муравьев и некоторых других Перепончатокрылых, у которых из оплодотворенных яиц развиваются самки, а из неоплодотворенных — самцы. Однако в большинстве случаев существуют цитологические механизмы, которые обеспечивают сохранение или восстановление диплоидного состояния потомства. В простейшем случае из диплоидного яйца развивается одно (или даже оба) — например, у Орехотворки *Aspilota* деление диплоидного яйца происходит только после прорыва оболочки в ооцит, и только после деления созревания происходит только после прорыва оболочки в ооцит. Сперматозоида, незавершенность мейоза при таком партеногенезе может рассматриваться как прямое следствие отсутствия оплодотворения, но остается неясным, какие факторы стимулируют начало эмбрионального развития.

При партеногенезе период роста ооцита тоже часто бывает сокращен, почему партеногенетические яйца оказываются меньше оплодотворенных, а эмбриональное

развитие протекает очень быстро. Кроме того, партеногенез часто сочетается с прогенезом — тенденцией к началу размножения на более ранней стадии развития. Таким образом, партеногенез является не только упрощенным, но и ускоренным вариантом полового размножения. Обычно он возникает как средство, позволяющее и/или более эффективно использовать период благоприятных жизненных условий для максимального увеличения численности популяции. Партеногенетическое размножение может продолжаться на протяжении многих поколений, но периодически (при наступлении определенных условий) появляются нормальные самцы и самки (или термафродитные особи) и происходит оплодотворение яиц, т. е. наблюдается гетерогония полигенетического типа.

Гетерогония характерна для Коновраток, Трематод, встречается у некоторых Низших раков и Насекомых. Мы рассмотрим это явление на примерах некоторых Насекомых и Плоских червей.

Insecta

Среди Насекомых гетерогония представлена у Тлей и Двукрылых из сем. Cecidomyidae. На протяжении лета Тли размножаются партеногенетически, причем ооциты прорывают только одно деление созревания. Партеногенетические самки Тлей живородящи; как правило, они лишены крыльев и очень мало подвижны. Поэтому подле каждой самки возникает целая колония, состоящая из женских особей, находящихся на разных стадиях постэмбрионального развития. Строго говоря, бескрылые партеногенетические самки Тлей сами являются нимфами последнего возраста. Но среди них периодически появляются завершившие метаморфоз крылатые особи, которые перелетают на новое кормовое растение и становятся основательницами новых колоний. Осенью из партеногенетических яиц развиваются самцы и самки и происходит откладка оплодотворенных яиц. Последние в отличие от партеногенетических хорошо снабжены желтком и одеты толстым хорионом; они перезимовывают, а весной из них выходят опять партеногенетические самки.

У Cecidomyidae наблюдается педогенез — девственное размножение на незрелых стадиях развития (см.: Иванова-Казас, 1964а). Педогенетические личинки *Miastor* и *Heteropeza* живут под корой упавших деревьев и питаются Плесневыми грибами, растут, но не линяют (Nikolei, 1958); они имеют половую систему упрощенного строения (без выводных протоков). После одного деления созревания ооциты приступают к дроблению. Эмбриональное развитие протекает в гемоцеле матери. На стадии 8 ядер дробления одно из них обособляется вместе с участком цитоплазмы в виде полового зачатка. Своеобразная особенность этих Насекомых состоит в том, что их партеногенетические яйца октоплоидны, но во время дробления значительная часть хроматина из соматических ядер элиминируется, и эти ядра становятся диплоидными (Kraszkiewicz, 1935; Hnuschek, 1962).

Партеногенетические яйца *Miastor* и *Heteropeza* почти не содержат желтка, но зародышки извлекают питательные вещества из тела материнских личинок, которые гибнут от истощения, не проходя стадий куколки и имаго. После этого дочерние личинки переходят к самостоятельному существованию, а в их теле начинается педогенетическое развитие следующего поколения; но некоторые личинки прорывают нормальное развитие и превращаются во взрослых насекомых обоего пола. Основным фактором, регулирующим течение жизненного цикла *Heteropeza*, является, по видимому, количество и качество пищи, причем появление личинок, „ориентированных“ на нормальный метаморфоз, обусловлено ухудшением условий питания (Ulrich, 1940).

У других Цецидомиид деградация педогенетического поколения зашла не так далеко: у личинок *Muscophila* еще сохранились линьки и до своей гибели они успевают достичь III возраста, а *Tesomus* погибают уже на стадии куколки (Nikolei, 1958).

Plathelminthes

Сложные жизненные циклы Трематод тоже относятся к гетерогонии (хотя это и оспаривается некоторыми авторами, — см. ниже). Их различные варианты подробно рассматриваются в монографии Гинецинской (1968); эта сводка положена в основу последующего изложения (в ней же можно найти библиографические данные об упомянутых в этом разделе работах). Классическим примером жизненного цикла Трематод издавна служит цикл Печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*). Мариты (гермафродитное поколение, обладающее всеми основными морфологическими признаками Плоских червей) *Fasciola* живут в желчных протоках рогатого скота; продуцируемые ими оплодотворенные яйца для своего дальнейшего развития должны попасть в воду. Там из них выходит мирацидий, в теле которых содержатся генеративные клетки (которые прорывают одно деление созревания, — Bednarsz, 1962)¹ и так называемые зародышевые шары — начальные стадии развития следующего поколения — редий. Мирацидии активно проникают через кожные покровы в промежуточного хозяина — Брюхоногого моллюска *Galba truncatula*, в котором они утрачивают реснички и превращаются в спористы. Спориста имеет форму тонкостенного мешка, в котором завершается развитие редий. В редиях сходным образом из генеративных клеток и зародышевых шаров развиваются церкарии, которые выходят из тела хозяина, некоторое время плавают с помощью хвостового придатка, а затем оседают на прибрежных растениях, отбрасывают хвост и инцистируются (стадия адолескарии). Вместе с травой эти цисты поедаются окончательным хозяином, в кишечнике которого происходит экцистирование и развитие марит.

Таким образом, в жизненном цикле Печеночной двуустки сменяются два хозяина и три поколения: 1-е поколение представлено мирацидием и спористой, 2-е редией, а 3-е церкарией и маритой (это тригенетический цикл). По мнению Гинецинской, это наиболее примитивный для современных Трематод цикл, ставший исходным для всех представленных в этой группе вариантов цикла. Жизненный цикл большинства Трематод усложнился из-за того, что церкарии инцистируются не во внешней среде, а во 2-м промежуточном хозяине (стадия метцеркарии). (Окончательными хозяевами Трематод всегда служат Позвоночные, 1-м промежуточном хозяином — Моллюски, а роль 2-го промежуточного хозяина могут играть животные различной систематической принадлежности).

Но иногда наблюдается вторичное упрощение жизненного цикла. В тех случаях, когда окончательный хозяин питается Моллюсками, 2-й промежуточный хозяин и стадия свободноплавающей церкарии становятся ненужными и выпадают из цикла (например, у *Leucochloridium paradoxum*). У *Paralepoderma progenetica* из цикла выпала также стадия окончательного хозяина и все развитие протекает в Моллюске. У *Cyclocoelum microstomum* стадия спористы отсутствует и редия образуется внутри мирацидия, а у *Dicrocoelum lanceolatum* вместо редий развивается 2-е поколение спористов, которые, возможно, являются упрощенными редиями. Иногда (у *Heronimus helvetae* и *Leucochloridium paradoxum*) стадия редий вообще отсутствует и церкарии развиваются прямо в спористе (не исключено, что здесь мы имеем дело не с вторичноупрощенным, а с более примитивным дигенетическим циклом).

Очень своеобразен жизненный цикл *Parvatrema homoeotenum*, у которой тоже имеется только один промежуточный хозяин (*Littorina saxatilis*). В спористах *Parvatrema* развиваются редии, морфологически сходные с метцеркариями, — у них

¹ Следующие упомянутые в этом разделе работы — Steenstrup, 1842; Grobben, 1882; Leuckart, 1882; Claus, 1889; Синицина, 1905—1931; Tennant, 1906; Мордвинко, 1908, 1909; Cary, 1909; Киршенблат, 1937; Догель, 1947; Ammel et al., 1949—1953, 1958; Cort et al., 1954; Heyneman, 1960; Bednarsz, 1962 — цит. по: Гинецинская, 1968.

имеется брюшная присоска, которая исчезает после выхода редии в гемоцель хозяина. В этих редиях формируются выходящие церкарии, которые, однако, не выходят из хозяина, а в нем же превращаются в метцеркарии. Внутри последних из генеративных клеток развивается 2-е поколение метцеркарий. После заражения моллюсков, окончательные хозяева (Кулики) заражаются сами.

В жизненном цикле *Parvitrema* особый интерес представляет способность церкарий к партеногенетическому размножению (из-за чего жизненный цикл становится тетрагенетическим) и отсутствие четких морфологических различий между редиями и церкариями. Это наводит на мысль, что в процессе эволюции редии могли произойти от церкарий, которые задерживались в 1-м промежуточном хозяине и стали размножаться партеногенетически.

Сложность жизненных циклов Трематод породила большое разнообразие их теоретических интерпретаций. Предметом дискуссий стал вопрос, наблюдается здесь гетерогония или метагенез. Стенструп (Steenstrup, 1842) полагал, что спороцисты и редии размножаются бесполым путем, т. е. признавал метагенез (эта точка зрения вполне соответствовала состоянию биологии того времени, так как цитологические особенности полового размножения еще не были известны). Из-за того что деления созревания при развитии генеративных клеток были обнаружены лишь у немногих видов Трематод, некоторые современные авторы подвергают эти данные сомнению и считают размножение спороцист и редий бесполым (полиэмбрионией). Эти представления выдвинул Брукс (Brooks, 1928, 1930), по мнению которого спороцисты и редии являются не разными поколениями, а стадиями единого онтогенеза (т. е. никакого чередования поколений нет). Полиэмбрионию он видит в том, что генеративные клетки, размножаясь, образуют „зародышевые массы“, которые распадаются на группы клеток, дающие начало церкариям; этот процесс непрерывно продолжается на стадиях мирацидия, спороцисты и редии. Концепция Брукса получала название „зародышевого пути с полиэмбрионией“ и была поддержана рядом авторов (Rees, 1940; Ameel et al., 1949–1953, 1958; Cort et al., 1954, и др.), хотя большинство из них не отрицает наличие в цикле Трематод нескольких поколений.

Последнее доказывается тем, что каждое поколение обладает своим собственным онтогенезом и развитие протекает принципиально сходно. Оно начинается с деления исходной клетки на большую „соматическую“ и меньшую „пропаторную“ клетки. Пропаторная клетка получила свое название потому, что от нее (предположительно) происходят генеративные элементы. При развитии всех поколений образуется эмбриональная оболочка, которая участвует в усвоении питательных материалов, заключенных в желточных клетках у зародышей мирацидиев, а у зародышей редий и церкарий представляет собой атавистическую структуру (Добровольский, Мухамедов, 1983).

Полиэмбрионию (которая состоит в делении первичной пропаторной клетки и в разделении зародышевых шаров на части) и чередование поколений признает также Хаймен (Hyman, 1951). Однако деление пропаторной клетки есть просто продолжение процесса дробления, и генеративные клетки происходят не непосредственно от нее. Как показали Добровольский и Мухамедов (1983), у редий *Phyllophtholmus rhionis* сначала формируется настоящий половой зачаток. Составляющие его оогонии прежде, чем превратиться в генеративные клетки, проходят стадии размножения и роста (увеличивается объем цитоплазмы, накапливается РНК). Это указывает на партеногенетическую природу генеративных клеток и противоречит представлению о полиэмбрионическом процессе, проходящем через весь жизненный цикл.

Иногда деление зародышевых шаров, действительно, можно рассценивать как полиэмбрионию. Гинецкая отмечает, что это явление наблюдается только у высокоспециализированных Трематод. Возникновению полиэмбрионии у спороцист и редий способствовали несомненно живорождение и паразитизм (см. гл. V).

Согласно другой точке зрения, высказанной еще в прошлом веке (Grobbe, 1882;

Leuckart, 1872; Claus, 1889), а затем поддержанной Силициным (1905–1931), Погелем (1962), Гинецкой (1968), Добровольским и Мухамедовым (1983), генеративные клетки спороцист и редий являются партеногенетическими яйцеклетками, а жизненный цикл Трематод представляет собой гетерогонию. Это доказывается тем, что у некоторых видов Трематод (более примитивных, по мнению Гинецкой) генеративные клетки претерпевают одно деление созревания (Tennant, 1906; Cary, 1909; Воблаш, 1962, и др.). Соответственно спороцист и редий эти авторы называют партенидами. Очень вероятно, что у партенид более специализированных Трематод процесс оогенеза еще более упростился, деления созревания выпали полностью, а генеративные клетки перестали отличаться от соматических. В результате партеногенез уподобился бесполому размножению типа спорогонии, а явления гетерогонии и метагенеза, принципиально различные по своей природе, сблизились.

В связи с этой проблемой представляет интерес так называемая полиэмбриония, свойственная живородящим Моногенеям из рода *Gyrodactylus* (Мечников, 1866; Catharine, 1904, и др., — цит. по: Иванова-Казас, 1964б). В матке взрослого Гиродактилуса развивается только одно яйцо, лишенное хориона и желточных клеток, дробление которого протекает по дуэтному типу. После отделения трех дуэтов микромеров один из макромеров перестает делиться и остается лежать внутри развивающегося зародыша. Когда общее количество клеток достигнет приблизительно 60, этот бластомер снова начинает дробиться как обычное яйцо по дуэтному типу; внутри первого зародыша начинает развиваться второй. Затем таким же образом внутри второго зародыша зарождается третий, а внутри третьего — четвертый. В результате получается до четырех зародышей, вложенных, как матрешки, один в другой. Эти зародыши достигают полного развития и освобождаются в той же последовательности, в какой они формируются: сначала рождается 1-й зародыш с заключенными в нем тремя другими, потом 2-й и т. д. Мечников полагал, что эти зародыши должны рассматриваться как разные поколения, а Катаринос считает, что у *Gyrodactylus* наблюдается полиэмбриония и все зародыши относятся к одному поколению. Однако сказанное выше о размножении Трематод позволяет думать, что и здесь мы имеем дело с педогенезом, осуществляемым еще во время дробления, и с поколениями, сильно сжатыми во времени. Формально размножение Гиродактилуса можно назвать полиэмбрионией, но с определением „педогенетическая“, указывающим на ее эволюционное происхождение (Иванова-Казас, 1964б, 1977б).

Предметом дискуссий служит также происхождение и эволюция жизненных циклов Трематод. Решение этой проблемы в значительной степени зависит от ответа на другой не менее спорный вопрос — как совершился переход Трематод к паразитизму. Почти все паразитологи признают, что 2-й промежуточный хозяин появился в жизненном цикле довольно поздно, поэтому спор идет о том, какой хозяин (Моллюск или Позвоночное) является исторически первичным и что представляют собой спороцисты и редии — получились ли они в результате морфофизиологического регресса из некогда полноценных гермафродитных червей, или являются педогенетическими личинками.

Многие зоологи (Claus, 1889; Мордвинов, 1908, 1909; Киршенблат, 1937; Погель, 1947, 1962) считают, что сначала Трематоды паразитировали только в Позвоночных и имели свободноживущих личинок и лишь позднее личинки стали паразитами Моллюсков. Из этого логически вытекает, что спороцисты и редии являются личинками, приобретшими способность производить партеногенетические яйца.

Другие авторы (Leuckart, 1879, 1886; Силицин, 1905–1931; Непетан, 1960 и большинство современных паразитологов) полагают, что первичными хозяевами Трематод были Моллюски. По мнению Силицина, гетерогония уже была присуща свободноживущим Протрематодам и к паразитизму перешло партеногенетическое поколение.

Гинецкая (1968) эволюцию жизненных циклов Трематод представляет следую-

щим образом. Сначала в Моллюсках стали паразитировать личинки, которые по достижении определенной стадии покидали хозяина и превращались в свободноживущих гермафродитных червей. Затем изобилие питательных материалов в условиях паразитизма привело к тому, что личинки стали достигать половозрелого состояния еще в Моллюсках. Это произошло путем прогрессирующего прогенеза (известно немало примеров образования половых продуктов у метацирকারий и даже церকারий). Развивающиеся в Моллюсках взрослые гермафродитные черви откладывали оплодотворенные яйца, из которых выходили личинки, выполняющие расселительную функцию и превращающиеся в свободноживущих Трематод. Так возникло чередование двух гермафродитных поколений — паразитического и свободноживущего. Только после этого свободноживущее поколение стало паразитировать в Позвоночных, а поколение, паразитирующее в Моллюсках, перешло к партеногенезу и деградировало до состояния споронисты. Еще позднее появилось второе партеногенетическое поколение редий.

Метагенвз

Проблемы, связанные с бесполом размножением, составляют обширный и интересный раздел общей зоологии и эмбриологии, которому посвящены специальные сводки (Korschelt, Heider, 1910; Иванова-Казас, 1977). Здесь будут рассмотрены лишь некоторые вопросы, представляющие интерес с эволюционной точки зрения.

Первичной формой размножения живых существ является бесполое (половой процесс известен далеко не у всех Простейших), а половое размножение имеет более позднее происхождение. Те колонии Простейших, от которых предположительно произошли Многоклеточные животные, развивались в результате бесполого размножения, а было ли им свойственно также половое размножение — неизвестно. У колониальных Protozoa бесполое размножение осуществляется двумя путями — путем деления колонии на многоклеточные фрагменты или путем выделения единичных клеток, дающих начало новым колониям. Можно предположить, что так же происходило размножение тех колоний, которые стали Многоклеточными животными. Однако у современных Metazoa бесполое размножение с помощью единичных клеток (спорогония) практически отсутствует (его не следует путать с некоторыми случаями партеногенеза), но зато развились новые разнообразные формы бесполого размножения. Кроме того, всем Metazoa присуще половое размножение, отсутствующее лишь в исключительных случаях. Так, у некоторых Планарий имеются расы, которые из-за каких-то генетических или физиологических дефектов размножаются только путем деления, однако экспериментально у них можно вызвать сексуализацию (Lender, 1974). Перманентно бесполой формой является также Полихета *Stenodrilus monostylus* (Korschelt, 1919). Но основное направление эволюции Многоклеточных животных состоит в постепенном вытеснении бесполого размножения половым. Это объясняется отчасти генетическими преимуществами полового размножения, а отчасти — несовместимостью бесполого размножения с высоким уровнем интеграции организма. Лишь при паразитизме и сидячем образе жизни (когда уровень интеграции снижается, а перекрестное оплодотворение затруднено, — например у Мшанок и Асцидий) возникают условия, способствующие возрождению бесполого размножения. Это происходит на базе различных восстановительных реакций типа регенерации или соматического эмбриогенеза (см.: Токин, 1959, 1987; Короткова, 1972). Обычно эти процессы вызываются какими-то внешними неблагоприятными воздействиями общего характера или локальными повреждениями, но если они повторяются достаточно часто, они подпадают под действие естественного отбора; в результате восстановительный процесс становится особой формой индивидуального развития и закономерной частью жизненного цикла.

Свойственное многим Многоклеточным животным бесполое размножение помимо увеличения численности вида выполняет и некоторые другие важные биологические функции — регуляции размеров тела, переживания неблагоприятных периодов, расселения и т. д. Индивидуальное развитие при бесполом размножении (бластогенез) существенно отличается от эмбриогенеза; при бластогенезе большую роль играют процессы дедифференциации клеток и, как уже отмечалось, часто нарушается специфичность зародышевых листков. Кроме того, эмбриогенез у всех животных протекает по единой схеме (дробление — гаструляция — органогенез), а бластогенез представлен очень разнообразными формами. Эти формы зависят от общей организации животных, от того, дериваты каких органов и тканей входят в состав почки, от роли, которую играет бесполое размножение в каждом конкретном случае. Иногда одному виду животных свойственно несколько разных способов бесполого размножения. У Metazoa в результате бесполого размножения часто образуются колонии — коормусы; развитие колонии (индивида высшего порядка) тоже составляет раздел эмбриологии.

Основными формами бесполого размножения у Metazoa являются деление и почкование. В первом случае тело животного просто распадается на части,

каждая из которых регенерирует отсутствующие у нее органы, но основные черты первоначальной организации (и в частности, полярность) при этом сохраняются. При делении исходная „материнская“ особь уничтожается и образуются две или несколько „дочерних“ особей. При почковании исходная особь сохраняет свою целостность, почка развивается на ней как новообразование, и ее полярность, как правило, не совпадает с полярностью исходного зооида. В результате почкования получается одна материнская особь и одна (или больше) дочерняя особь.

Помимо наружных почек иногда образуются и внутренние; таковы геммулы Губок и статобласты Мшанок. При внутреннем почковании какая-то часть клеточного материала, расположенная внутри материнского тела, изолируется плотной оболочкой и может в таком виде длительное время оставаться пассивной, сохраняя жизнеспособность при неблагоприятных условиях; „прорастание“ геммул и статобластов происходит после нормализации внешней обстановки.

Поскольку в разных группах Metazoa бесполое размножение возникло независимо на основе различных восстановительных процессов, установить эволюционную преемственность между различными его формами можно только в пределах отдельных таксонов (например, в классе Polychaeta или в подтипе Turbellata). Тем не менее различаются примитивные и более специализированные варианты. Так, деление бывает архитомическим и паратомическим. При более примитивной архитомии сначала происходит деление, а потом регенерация утраченных при этом частей, а при паратомии восстановительные процессы начинаются еще до полного разъединения частей, т. е. организм заранее подготавливается к делению.

Хотя изначально размножение делением существенно отличается от почкования, в процессе эволюции оно с ним сближается. Наиболее распространенное поперечное деление по своей природе разнокачественно, так как передний фрагмент тела получает более важные органы исходного индивида (в частности, церебральный ганглий). Это обуславливает и физиологическую неравноценность дочерних индивидов; индивид, развивающийся из заднего фрагмента, обновляется в большей степени, чем передний. Это наглядно показано опытами Зоннеборна (Sonnenborn, 1930) на Турбеллярии *Stenostomum incaudatum*. Деление *Stenostomum* имеет паратомический характер, и до его завершения появляются перетяжки, намечающие новое деление, что приводит к возникновению цепочек, состоящих из многих (до 16) зооидов, находящихся на разных стадиях развития. При этом передний зооид не только наследует мозг, органы чувств и ротовое отверстие матери, но отличается более крупными размерами и раньше приступает к новому делению. Зоннеборн от одного исходного червя вывел две линии зооидов; для одной линии он отбирал только самые передние зооиды, а для другой — самые задние. После ряда делений у зооидов „передней“ линии стали появляться признаки старения и они погибали, „задние“ же зооиды оставались молодыми. Передний зооид *Stenostomum* уподобляется материнской особи, а задний — дочерней.

Морфологическая и функциональная неравноценность еще ярче проявляется у фрагментов, получающихся при множественном поперечном делении (стробилиции) в области постабдомена у Асцидий из сем. Polyclinidae (рис. 208). В этом случае передний фрагмент состоит из торакса и абдомена, т. е. содержит весь жаберный аппарат и нервную систему, и вынужден восстанавливать только постабдомен, а задние фрагменты из внутренних органов получают только отрезок эпитабдомена, за счет которого заново развиваются все остальные внутренние органы бластокарда, за счет которого заново развиваются все остальные внутренние органы бластокарда. Поэтому нельзя считать очень грубой ошибкой, когда развивающийся из заднего фрагмента зооид называют материнским, а зооиды, развивающиеся из передних фрагментов, — дочерними. На основе поперечного деления у Асцидий приняты называть почкованием (см. ниже).

Особую форму бесполого размножения представляет полиэмбриония.

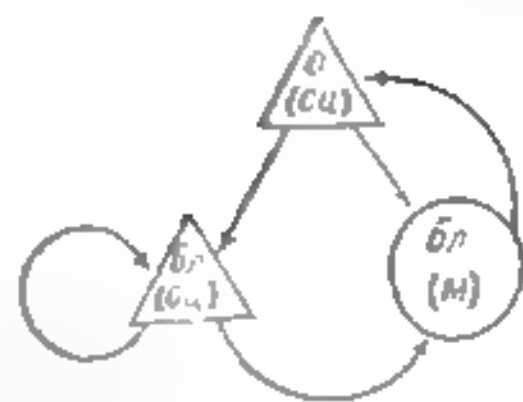


Рис. 210. Жизненный цикл Scyphozoa (схема).

Здесь и на рис. 213 кружком отмечены формы, размножающиеся половым путем, треугольником — размножающиеся бесполом путем, треугольником, описанным в круг, — формы, способные размножаться обоими способами, квадратом — формы, вообще не способные к размножению; стрелками показана преемственность поколений. бл — бластозоонид, м — медуза, о — ооцит, сц — сцифистомид.

и Scyphozoa наблюдается типичный метагенез. Так, у Сцифидеуз из яйца развивается планула, которая после прикрепления превращается в полип — сцифистому. На этой стадии происходит бесполое размножение, осуществляемое разными путями — почкованием, при котором почки образуются на теле самого полипа или на так называемых столонах, отходящих от его подошвы, или же путем образования планулообразных почек (фрустул) и покоящихся почек (подоцист), из которых развиваются новые полипы; колонии при этом обычно не образуются. Однако основной формой бесполого размножения у Scyphozoa является стробилиция (рис. 209). При этом щупальца сцифистомы редуцируются, ее тело вытягивается и подразделяется перегородками на несколько дисков. Еще оставаясь связанными друг с другом, эти диски преобразуются в эфиры, которых можно считать личинками медуз. Эфиры одна за другой отделяются от верхнего конца стробилы, после чего ее базальная часть снова приобретает строение полипа. Количество образующихся за один период стробилиции эфир колеблется от 1 (у *Cyanea capillata*) до нескольких сотен (у *Stephanoscyphus*, — Werner, 1966). Соответственно различаются монодисковые и полидисковые стробилы. Эфиры сильно увеличиваются в размерах и завершают свое развитие в половозрелых медуз. Своеобразная особенность стробилиции Scyphozoa состоит в том, что она содержит элементы метаморфоза, так как отделяющиеся эфиры отличаются морфологически от исходного полипа.

Итак, дигенетический жизненный цикл Scyphozoa сводится к следующей схеме: оозоид, представленный сцифистомой, производит бесполом путем зоониды двух типов — такие же сцифистомы, которые остаются бесполом, и половое поколение медуз (рис. 210). Отклонения от этой схемы наблюдаются довольно редко. Так, планула *Palagia perla* прямо превращается в медузу, не проходя стадии полипа; как исключение, это наблюдается иногда и у *Aurelia aurita* (Yasuda, 1977); у *Stephanoscyphus eumedusoides* эфиры не отделяются и превращаются в прикрепленные медузоиды, а у *S. planulophorus* отделившиеся эфиры еще в трубке материнской сцифистомы трансформируются в жгутиконосные планулы (Werner, 1973).

Значительно больше вариаций наблюдается в жизненном цикле Hydrozoa. Основной формой бесполого размножения Гидрозоев является почкование, реже встречается продольное и поперечное деление. Почкование обычно приводит к образованию колоний. После прикрепления планула превращается в первичный полип, от подошвы которого вырастают стелющиеся по субстрату столоны с терминальным ростом. Разветвляясь, они образуют гидроризу. На гидроризе развиваются почки новых полипов (гидрантов), а иногда (у *Rathkea octopunctata*, *Perigonimus roseum*, *P. yoldia arcticae*) также и медузоидные почки. Но гидрориза является исключительным местом образования почек лишь у немногих видов, чаще же стебельки, на которых сидят гидранты, превращаются в вертикальные столоны (гидрокаулюсы), которые тоже ветвятся и образуют почки. Совокупность этих столонов составляет ценосарк — часть колонии, которая является общей для всех зоонидов. Молодые колонии состоят только из полипов, позднее появляются и медузы. Медузоидные почки обычно развиваются на телах полипов. Последние часто подразделяются на две категории — одни из них играют роль питающих особей (гастрозоонидов), а другие утрачивают ротовое отверстие и щупальца и превращаются в бластостили, на которых образуются медузоидные почки.

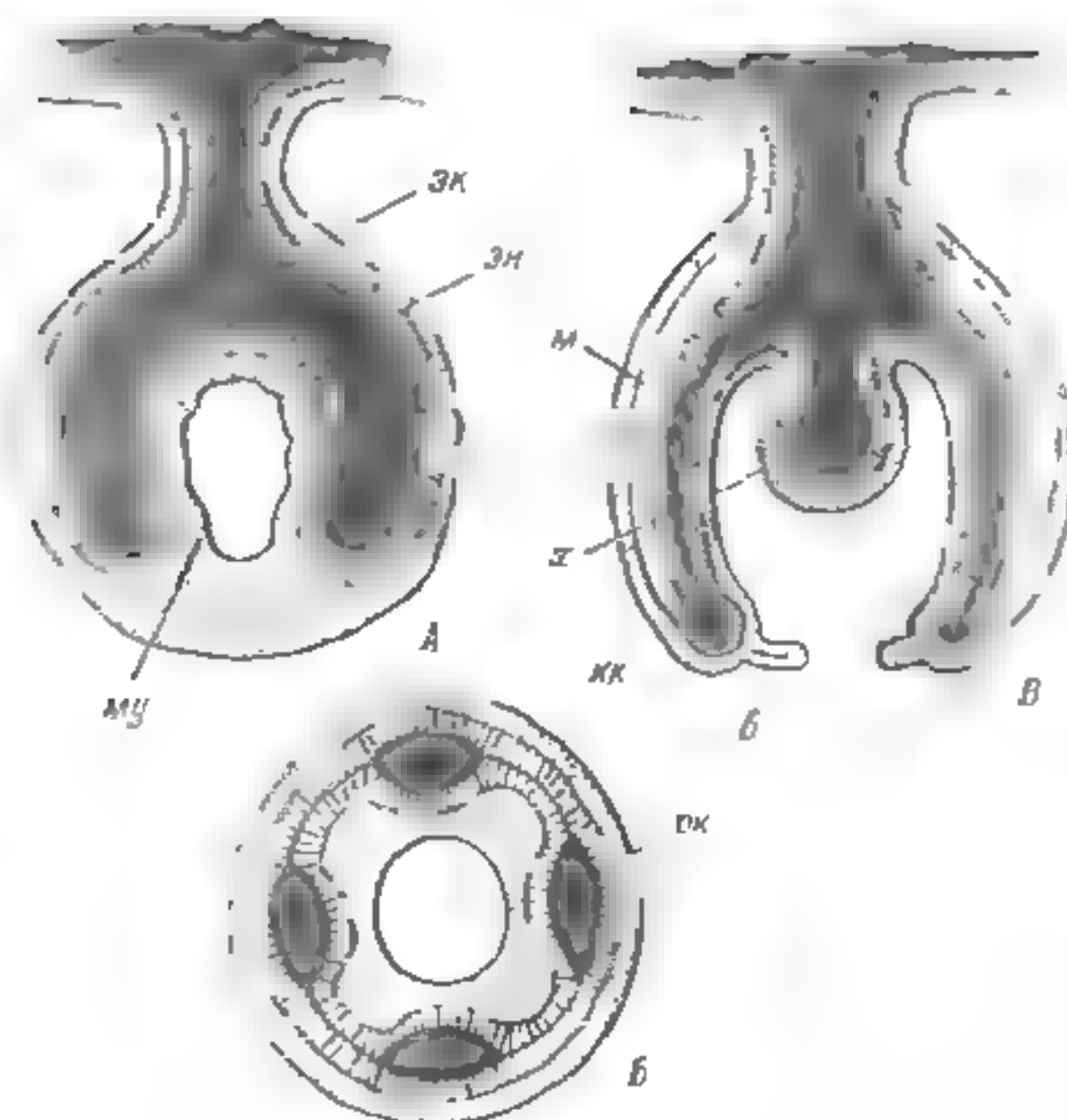


Рис. 211. Развитие медузоидной почки Hydrozoa (схема, — по: Korschelt, Heider, 1890).

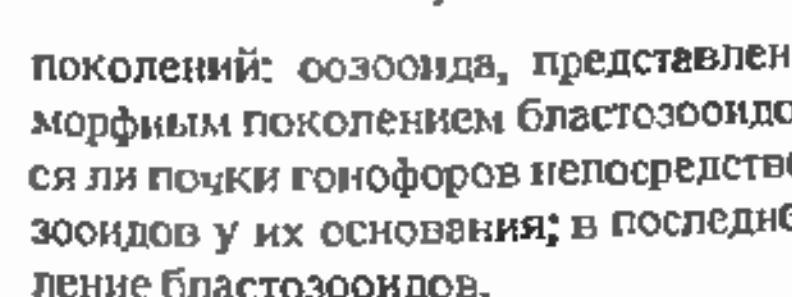
А — образование полости в медузоидном узелке, Б — образование радиальных каналов, В — почти полностью сформированная медуза (А и Б — на продольном разрезе, В — на поперечном разрезе). в — веллум, кк — кольцевой канал, м — мезоглея, му — медузоидный узелок с зачатком полости субумбреллы, рк — радиальный канал, х — хоботок, эк — эктодерма, эн — энтодерма. Гастральная полость зачернена.

Полипы развиваются из выпячивания стенки тела, в состав которой входит эпидерма, гастродерма и базальная пластинка. На дистальном конце выпячивания образуется расширение — тело полипа — и прорывается ротовое отверстие, вокруг которого формируются щупальца. Обычно полип соединяется с ценосарком более толкой ножкой, или же он сидит на нем более широким основанием. Иначе протекает разделение медузы. В некоторых случаях (у *Hydrocorallia*) в период созревания половых протоков часть полипов преобразуются в медузы, но чаще возникают почки, с самого начала ориентированные на развитие медузы. Медузоидная почка имеет булавовидную форму, на ее вершине эпидерма образует утолщение — медузоидный узелок, под давлением которого заключенная внутри почки часть гастральной полости принимает форму чаши (рис. 211). Внутри медузоидного узелка возникает полость, которая прорывается наружу, что приводит к образованию субумбреллярной вогнутости. Наружная и внутренняя стенки гастральной чаши спадаются таким образом, что между ними остаются только центральная полость будущего желудка, образом, что между ними остаются только центральная полость желудка и 4 радиальных канала и кольцевой канал. В центре субумбреллы образуется хоботок и прорывается ротовое отверстие. В типичном случае сформированные медузы отрываются и переходят к свободной пелагической жизни, но нередко они остаются более или менее недоразвитыми и прикрепленными в виде так называемых гонофоров и медузоидов разного типа, что не мешает им производить половые продукты. В зависимости от расположения точек роста и почкования колонии Гидроидов имеют различный тип ветвления. Между зооидами индивидуальности высшего периода слабые связи, что колония приобретает черты индивидуальности гораздо короче, чем (Беклемишев, 1964а; Марфенин, 1993). Жизнь отдельных зоонидов гораздо короче, чем

По мнению Наумова (1953, 1960), в цикле Гидроидов чередуются только два поколения — полипоидное и медузоидное. Наумов считает, что все полипы, независимо от времени и места их образования, составляют одно поколение; он не делает исключения и для первичного полипа — основателя колонии и пишет: „Из яйца путем его эмбрионального развития образуется планула, которая оседает на субстрат и, претерпев метаморфоз, дает начало ползучему стопону; от последнего отпочковывается полипоидное поколение. Получившая достаточное развитие колония начинает почковать медуз, которые отделяются от колонии и размножаются половым путем“ (Наумов, 1953, с. 85). Такая трактовка жизненного цикла *Hydrozoa* базируется на

Поскольку в гидроризе трудно разграничить части, образованные первичным или вторичными полипами, то лишь с некоторой натяжкой все возникшие на ней зооиды можно отнести к I-му поколению бластозоондов. Если почки (как полипоидные, так и медузоидные) образуются только на гидроризе (например, у *Perigonimys*), то в жизненном цикле имеются только два поколения: поколенне оозооида — первичный полип, и поколенне бластозоондов, представленное полипами и медузами, но чаще почки образуются также на ножках и телах самих полипов, соответственно в жизненном цикле оказывается несколько бесполок поколений. Цикл еще более усложняется в тех случаях, когда медузы тоже проявляют способность к бесполому размножению. Почки образуются на хоботке у медуз *Rothkea octopunctata* и *Sarsia gemmifera*, на краю зонтика у *Tubularia prolifera* и *Niobia dendrotentaculata*, на субумбрелле по ходу радиальных каналов у *Phialidium maccradyi* и *Eicheilota paradoxa* или на экзумбрелле у *Eleutheria dichotoma*. Из этих почек образуются новые медузы. Кроме того, медузы *Phialidium hemisphaericum*, *Ph. variable*, *Cladolema radiatum* и *Gastroblastia raffaelei* размножаются делением. Если относительно количества полипоидных поколений у *Hydrozoa* остаются некоторые сомнения, то существование нескольких поколений медуз у перечисленных выше видов очевидно.

В колониях некоторых Hydrozoa помимо полипов и медуз формируются зооиды, выполняющие какие-то специальные функции, а в процессах размножения не участвующие. В этом отношении особенно интересны свободноплавающие полиморфные колонии Siphonophora. Развитие колонии у Сифонофор из подотряда Physophorae протекает следующим образом. Из яйца развивается паренхимула, которая не



А — сифонула, Б — начало почкования, В — более поздняя стадия, ар — арканчик, гз — гастрозоид, гб — почка гомофора, к₁, к₂, к₃ — кориндий, кр — кроющая пластинка, пк — почка плавающего колокола (нектофора), пф — пневматофор, ст — стolon.

Если считать столон сифонулы ножкой первичного гастрозооида, то весь жизненный цикл Физофорид сводится к чередованию двух

У других Сифонофор форма колонии и последовательность формирования зооидов могут быть иными. Так, у *Physalia* (подотряд *Cystonectae*) столон нет и зона почкования в виде узкой полоски тянется по нижней стороне большого пневматофора (Okada, 1932; Totton, 1968). Существуют и другие варианты развития колонии у Сифонофор (см.: Степаньянц, 1967; Иванова-Казас, 1977б), при которых жизненные циклы изобразить графически трудно.

существовавшие ранее как свободные — 485

У представителей отряда Trachylida наблюдается обратная тенденция к редукции полипоидного поколения, некоторые виды даже утрачивают способность к бесполому размножению. Так, у представителей родов *Aglaia*, *Lirios*, *Geryonia* и *Rhopalome* планула, не прикрепляясь, переходит в стадию актинулы, которая затем превращается в медузу.

Из жизненного цикла *Tripedalia cystophora* (Scyphozoa) выпала стробилиция — маленький полип отделяет от себя несколько почек, после чего превращается в медузу, так что полипоидная и медузоидная фазы выступают как стадии единого онтогенеза. Еще более укорочен жизненный цикл *Pelagia perla*, у которой стадия полипа вообще отсутствует и из планулы сразу развивается медуза.

Возникает вопрос, какой из существующих у современных Cnidaria жизненных циклов следует считать примитивным. Эта проблема обсуждается во многих сводках и специальных статьях (Наумов, 1953, 1960; Беклемишев, 1964а; Rees, 1966; Tardent, 1978; Степаньянц, 1988). Все авторы единодушны в том, что метангенез есть вторичное явление, но имеются большие разногласия по вопросу, какая жизненная форма — полип или медуза — является для Книдарий первичной. Широко распространено мнение, которое берет начало еще от Лейкарта (Leuckart, 1851) и которое разделяют многие современные зоологи (Thiel, 1938; Jägersten, 1955; Наумов, 1953, 1960; Werner, 1971, 1973, и др.), что первичным является прикрепленный полип, а медузы появились позднее в результате „разделения труда“ в колониях как особи, берущие на себя функции расселения и полового размножения.

На том основании, что при стробилиции у *Aurelia aurita* иногда вместо нормальных эфир образуются диски, которые падают на дно и превращаются в полипы, Тиль (Thiel, 1938) заключает, что процесс стробилиции первоначально служил для размножения сифистом и лишь позднее после появления медуз стал способом формирования последних. Егерстен (Jägersten, 1955) производит Книдарий непосредственно из Билатерогастрей и потому считает наиболее примитивными Коралловые полипы, не имеющие медузоидной стадии. По мнению Вернера (Werner, 1971), медузы развились у Hydrozoa и Scyphozoa из полипов, приспособившихся к пелагической жизни, а у Anthozoa медузоидной стадии никогда не было.

В пользу полипоидной гипотезы происхождения Книдарий свидетельствуют большая простота организации полипов по сравнению с медузами и некоторые признаки вторичной специализации последних. К числу таких признаков относится отсутствие у медуз абсорбтивного органа, присущего другим примитивным пелагическим животным, наличие органов чувств явно вторичного происхождения на краю зонтика, а также плавание, осуществляемое не с помощью ресничек, а путем мышечных сокращений. Наумов (1960) отмечает, что необходимой предпосылкой для возникновения метангенеза является способность к бесполому размножению, которая характерна для полипов, а у медуз встречается довольно редко. Примитивным для Hydrozoa Наумов считает жизненный цикл с хорошо выраженным чередованием поколений. В то же время он подчеркивает, что наблюдающаяся у многих современных Гидроидов тенденция к редукции медузоидного поколения не может служить доказательством перичности медуз.

Альтернативная точка зрения состоит в признании того, что первичные Книдарии имели организацию медузы, но им была присуща похожая на полипа личинка — актинула (Brooks, 1886; Human, 1940; Hand, 1959; Кауфман, 1988, и др.). По мнению Хаймена (Human, 1940), предок Eumetazoa был маленьким округлым, покрытым ресничками организмом с ротовым отверстием на одном полюсе и абсорбтивным органом чувств на другом, его архентерон был снабжен боковыми карманами, в которых созревали половые клетки. Затем из такой Метагастреи путем образования щупалец произошли сходные с актинулой примитивные медузы. Предполагаемую филогению Hydrozoa ближе всего отражает развитие Trachylida.

Кауфман развивает эту точку зрения применительно к Scyphozoa. Планулу, сифистому, эфиму и медузу он считает стадиями одного онтогенеза, а бесполое размножение — вторичной вставкой в него; Книдарии, у которых медузоидная стадия отсутствует (Anthozoa, Hydrida), являются, с точки зрения Кауфмана, неотеническими организмами.

Идея возникновения метангенеза на основе метаморфоза очень привлекательна, но встречается с большими трудностями. Очень маловероятно, чтобы у таких примитивных животных, какими были первичные Книдарии, бесполое размножение отсутствовало и в то же время существовал такой сложный индивидуальный цикл со сменой нескольких личиночных форм, как полагает Кауфман. Понимание полипообразной личиночной формы у голопелагических животных ничем не оправдано — ведь организация полипа адаптирована к прикрепленному образу жизни. Сходство актинулы Trachylida с полипом объясняется тем, что это действительно полип, но переставший прикрепляться и не получивший полного развития, а у Сифоидной медузы *Pelagia perla* полипоидное поколение из жизненного цикла выпало полностью. Переход первоначально свободноплавающей личинки (актинулы) к сидячему образу жизни тоже вызывает сомнения. Такой переход можно допустить только при наличии каких-то особых обстоятельств — например, у животных, обитающих в быстрых реках, где личинки должны прикрепляться, чтобы не быть унесенными течением. Но Кауфман связывает предполагаемое прикрепление личинок с необходимостью ослабить пищевую конкуренцию, что звучит малоубедительно. Таким образом, выведение метангенеза Книдарий из метаморфоза аргументировано слабо.

Рис (Rees, 1966) модифицировал медузоидную гипотезу, заменив медузу как исходную стадию эволюции Книдарий гипотетическим Протоактинулоидом. По Рису, это было пелагическое или бентопелагическое животное, плавающее с помощью ресничек. Протоактинулоид имел округлую или слегка уплощенную форму, рот находился в центре нижней стороны. Позднее развились 4 щупальца, а желудок приобрел квадратные очертания, т. е. возникла четырехлучевая симметрия. Далее в связи с адаптацией к более активной пелагической жизни у Hydrozoa и Scyphozoa Актинулоид превратился в медузу. В остальном актинулоидная гипотеза мало отличается от медузоидной и разделяет все ее слабости.

При сохранении изложенных выше типотез происхождения метангенеза у Книдарий следует, по-видимому, отдать предпочтение полипоидной гипотезе. По всей вероятности, первичные Книдарии были прикрепленными животными (т. е. полипами) и размножались преимущественно почкованием. Половое размножение (как у многих других колониальных животных) было приурочено к сравнительно короткому сезону. Медузоидная форма, приспособленная к расселению половых продуктов (подобно эпитокным формам у Полихет), возникла как анаболитическая надставка к развитию тех полипов, которые вступили на путь полового размножения. У Hydrozoa в результате установки развития на медузу изменился самый способ формирования половых зооидов — возникли характерные особенности медузоидного почкования. То обстоятельство, что у Scyphozoa медузы развиваются не из почек, а в результате стробилиции, наводит на мысль, что и в процессе эволюции они (а следовательно, и метангенез) возникли независимо от таковых Hydrozoa.

Plathelminthes и Annelida

Как уже упоминалось, многие Турбеллярии способны размножаться поперечным делением, но оозоид и бластоозид морфологически не различаются, а метангенеза нет. Лепение может иметь архитомический или паратомический характер; в последнем случае иногда образуются временные линейные колонии. Морфологическая

Бесполое размножение встречается также у Ленточных червей.

природа стробилы допускает двоякую трактовку. Согласно монозойной теории (Goette, 1884; Stuncard, 1962; Логель, 1975, и др.), стробила Цестод представляет собой единый организм, у которого произошло увеличение числа (полимеризация) половых аппаратов и вторичное расщепление тела на проглоттиды. С этой точки зрения жизненный цикл Ленточных червей является моногенетическим.

Другая теория — полизойная — трактует стробилу как линейную колонию, возникшую в результате многократного и не доведенного до конца паратомического поперечного деления (Van Beneden, 1849; Беклемишев, 1944, 1964a; Wardle, McLeod, 1952; Mueller, 1953. — цит. по: Stuncard, 1962; Иванов, 1979, и др.). С точки зрения полизойной теории, сянув, когда метамерия имеет неясный характер, а членистость не совпадает с расположением половых аппаратов (у *Ligulidae*), расщепляются как следствие прогрессирующей интеграции и превращения стробилы в индивид высшего порядка. Отсутствие членистости и наличие только одного набора половых органов у *Amphilina* и *Caryophyllaeus* объясняется предполагаемым неогенетическим происхождением этих животных.

Полизойная теория подкрепляется рядом фактов и соображений. Так, у многих Цестод (например, у *Trilocularia*) зрелые членики отделяются от стробилы, живут некоторое время самостоятельно и образуют на переднем конце собственный прикрепительный аппарат.

У *Taenia pisiformis* и некоторых других Цестод в разных члениках асимметрия бывает ориентирована по-разному. Поскольку подобные вариации расположения внутренних органов в пределах одного организма невозможны, Мюллер (Mueller, 1953, — цит. по: Stuncard, 1962) справедливо расценивает это как доказательство индивидуальности члеников.

Сам способ формирования стробилы свидетельствует иногда о ее колониальной природе. Так, у *Phyllabothrium dohrni* после образования ряда расположенных в обычной последовательности члеников шейка начинает отделять членики в противоположном направлении (в сторону переднего конца, — Curtis, 1906, — цит. по: Иванов, 1979). Подобное извращение полярности встречается, хотя и редко, при бесполом размножении, но совершенно немыслимо при развитии одного индивида.

Таким образом, стробилизация Ленточных червей принципиально сходна с таковой Сцифомедуз. В большинстве случаев наблюдается дигенетический жизненный цикл, в котором происходит чередование двух поколений. Оозоид представлен сколексом, который проходит в своем развитии несколько личиночных стадий; сам он половых продуктов не производит, но отделяет от себя серию проглоттид. Последние являются бластоозоидами и осуществляют половое размножение. Однако у некоторых представителей родов *Hymenolepis*, *Taenia* и *Echinococcus* на стадии личинки (цистицеркоид, ценура, гадатиды) происходит почкование и закладывается несколько (иногда очень много) сколексов. У этих червей сколексы являются бластоозоидами 1-го поколения, а проглоттиды представляют уже 2-е поколение бластоозоидов; жизненный цикл стал тригенетическим. С другой стороны, у *Amphilina* и *Caryophyllaeus* из-за отсутствия процесса стробилизации представлен моногенетический жизненный цикл.

Поперечное деление наблюдается также у многих Кольчатых червей. У некоторых Полихет тело может распадаться на несколько фрагментов, состоящих из различного числа сегментов, которые затем регенерируют недостающие части. Особенно интересный пример представляет так называемая тетрагемная схизометамерия у *Dodecacera couleryi* (Dehorne, 1983). При делении этого червя образуются передний и задний фрагменты, состоящие из нескольких сегментов, а средняя часть тела распадается приблизительно на 15 отдельных сегментов — схизометамеров. Передний и задний фрагменты обычным образом восстанавливают задний и передний концы соответственно, а на каждом схизометамере образуются регенераты

обоих концов. Затем эти регенераты отщепляются и превращаются в двух самостоятельных червячков — схизозооидов, а схизометамер начинает снова регенерировать передний и задний концы. Оба вторичных регенерата тоже изолируются и становятся схизозооидами, а исходный схизометамер сморщивается и погибает. В конечном счете из каждого схизометамера образуются 4 схизозоида. Если расценивать схизометамеры как потенциальные индивиды (т. е. бластоозоиды), то получающиеся из них схизозоиды являются бластоозоидами 2-го поколения.

У Полихет из сем. *Syllidae* происходит так называемая столонизация, которая приводит к образованию половых особей и возникла на основе эпитокии. У *Syllidae* половые клетки развиваются только в задней половине тела, которая испытывает эпитокные изгибы (параподии приобретают строение плавательных конечностей). В период нереста тело разрывается на две части, причем передняя атакная часть остается на дне и регенерирует задний конец, а задняя половина, получившая не вполне оправданное название столон, всплывает, рассеивает половые продукты и погибает. Но у *Syllis gracilis* и *S. hyalina* столон до своей гибели успевает регенерировать голову, т. е. превращается в полноценный индивид. У некоторых других видов *Syllis* и *Autolytus* деление приобретает паратомический характер и столон восстанавливает голову еще до отделения от переднего зооида. Кроме того, формирование столон начинается еще до созревания половых продуктов. В наиболее специализированных случаях (у *Myrianida* и некоторых других Силлид) еще до отделения 1-го столона впереди от него закладывается 2-й, а перед 2-м — 3-й и т. д., так что возникает временная линейная колония, состоящая из нескольких десятков зооидов (Durchon, 1959; Durchon, Wissocq, 1964). Столонизация *Myrianida* по своему происхождению и биологическому смыслу чрезвычайно похожа на стробилизацию *Scyphozoa* и *Cestoda*.

Bryozoa

У Морских мшанок оозоид представлен личинкой, а анцеструпа является бластоозоидом 1-го поколения (см. с. 385). С нее начинается формирование колонии, состоящей из бластоозоидов многих поколений. В менее специализированных колониях все зооиды равноценны, они выполняют трофические функции, почкуются, а в период полового размножения производят половые клетки. В более специализированных колониях наряду с обычными аутозооидами появляются зооиды, выполняющие различные специальные функции. Интересный пример такого „разделения труда“ наблюдается у *Bowerbankia* и других *Stolonifera* (см.: Brien, 1960). В колониях этой мшанки имеются так называемые ценоцистиды, лишенные полипидов и выполняющие только функцию почкования. На дистальном конце каждого ценоцистиды отпочковывается новый ценоцистид, так что получается ряд ценоцистид, называемый столон. А на боковых поверхностях образуются почки, из которых развиваются зооиды, состоящие из цистиды и полипида и выполняющие все функции, кроме почкования.

Tunicata

О происхождении и эволюции бесполого размножения и связанных с ним явлениях у Оболочников мне уже случалось писать неоднократно (Иванова-Казас, 1972, 1977b, 1978, 1995), поэтому здесь я изложу свои представления в более лаконичной форме.

Среди Оболочников базовое положение занимают Асцидии. От каких-то примитивных Асцидий путем неогенетики произошли Appendiculariae, а от колониальных Асцидий — Doliolida, Pyrosomida и Salpae. Среди Асцидий есть виды, размножающиеся

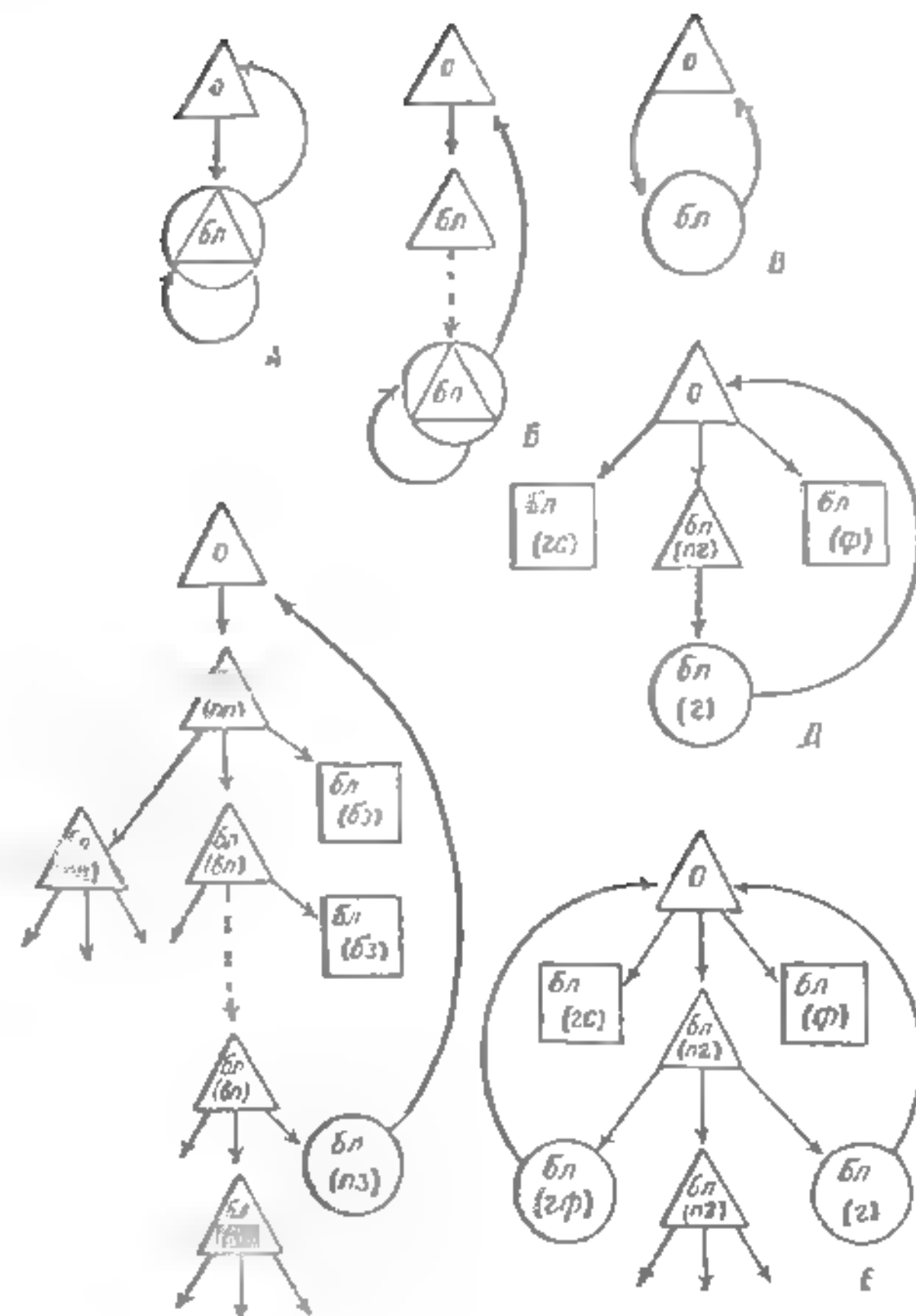


Рис. 213. Схема жизненных циклов некоторых Оболочников.

А — Пикосомиды, Б — большинство Асцидий, В — Сальпы, Г — *Distaplia*, Д — Долнолиды, Е — *Dothia* или *Latia*. бл — бесполой зооид, бл — бластозоид, оп — вторичная почка, з — гонозоид, зг — гастрозоид, зф — гонофорозоид, о — оозоид, пг — протогонозоид, пз — половозрелый зооид, пп — примордиальная почка, ф — форозоид. Треугольник, описанный в круг, — формы, способные размножаться как половым, так и бесполом путем, квадрат — формы, вообще не способные к размножению. Остальные обозначения см. рис. 210.

только половым путем (одиночные), и виды, способные также и к бесполому размножению (колониальные).

Некоторые зоологи (Carstang, 1928b; Brien, 1948, и др.) полагают, что у предков Асцидий бесполое размножение уже было хорошо развито, но позднее многие виды его утратили. Однако более вероятно, что бесполое размножение возникло у самих Асцидий вместе с их прикрепленным образом жизни и притом независимо в разных отрядах. Встречаются и в совершенно различных формах (поперечное деление, сосуществование и параллельное почкование). Позднее на основе деления надвое развилось так называемое пилорическое почкование, а у некоторых — на основании стробилиции постабдомен превратился в пролифер-

цию колоний Асцидий происходит чередование одного поколения с несколькими поколениями бластозоидов. В большинстве случаев этот цикл морфологически и физиологически очень мало отличается

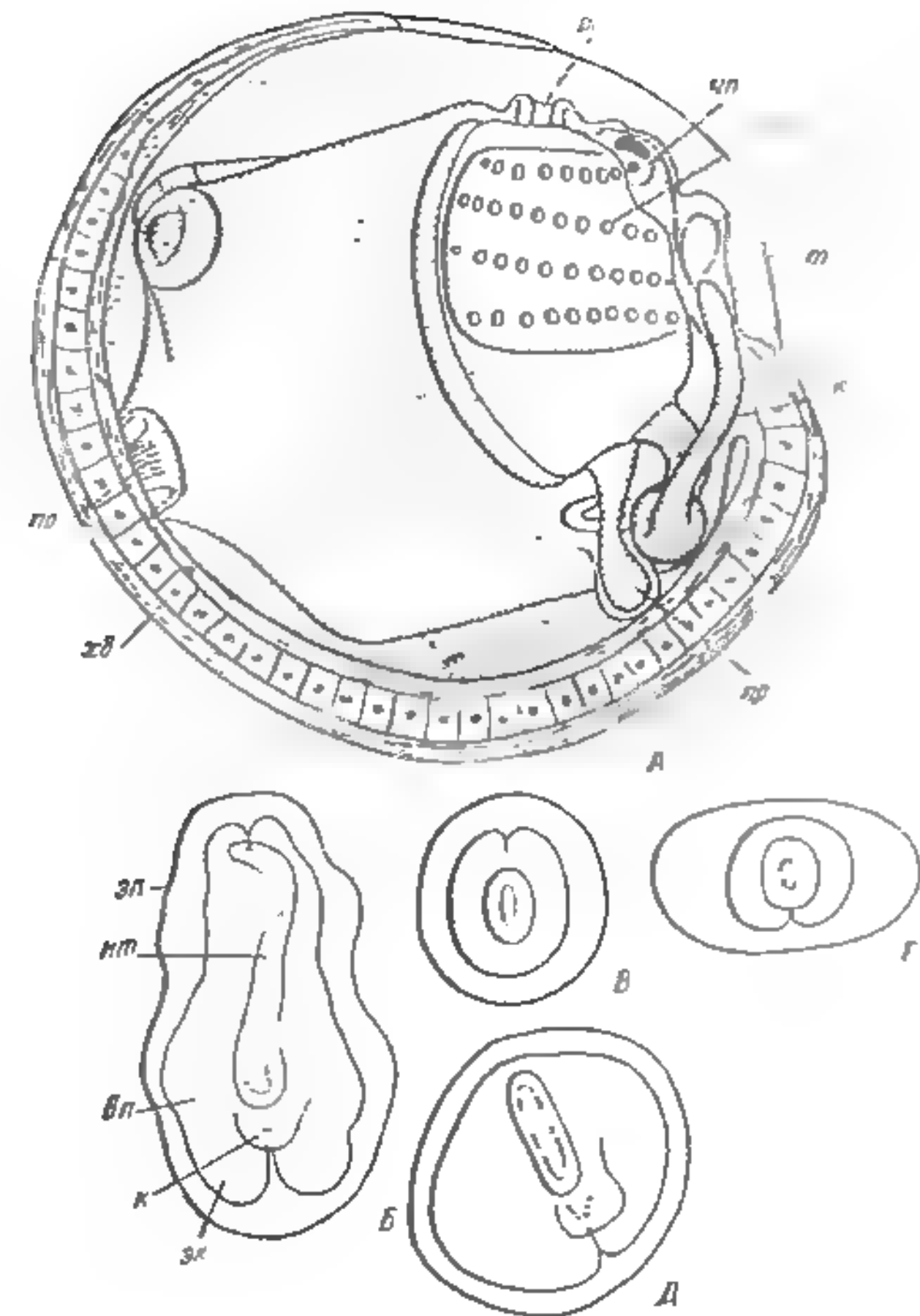


Рис. 214. Обособление и деление примордиальной почки у *Distaplia* (по: Иланидзе-Казас, 1965).

А — поздний зародыш с пролиферирующим столоном; Б — примордиальная почка, достигшая максимума развития; В, Г и Д — фрагменты, получившиеся после деления примордиальной почки симметричного развития; Е — фрагмент (дериват апикарда), жщ — жаберные щели, к — кишечник, или его зачаток, кс — зачаток клоакального сифона, нт — нервная трубка, ло — прикрепительный орган, пр — пролиферирующий стolon, рс — зачаток ротового сифона, т — туника, хс — хвост, чл — чувствительный пузырек, зк — зачатки эпикарда, эл — эпидермис.

и настоящего метаболита нет. Однако во всех хорошо известных случаях оозоид остается бесполом, а бластозоиды размножаются как половым, так и бесполом путем (рис. 213, А); причем способность производить половые продукты реализуется не всегда и, как правило, первые поколения бластозоидов тоже остаются бесполом (рис. 213, Б). Это объясняется тем, что развитие половых клеток требует много питательных материалов и времени и они просто не успевают достичь зрелости при жизни одного поколения: у *Borlyllidae*, например, жизнь каждого зооида от закладки почки до его гибели продолжается только 10 дней и половые клетки, находящиеся на разных стадиях гаметогенеза, передаются от одного поколения к другому; их созревание завершается только у бластозоидов 5-6-го поколения.

Такой жизненный цикл наблюдается, в частности, у *Hypsistozoa fasmarioides*

(сем. Polycitoridae), которая интересна тем, что столонияльное почкование начинается у оозоида еще во время эмбрионального развития (рис. 126). Но в колониях некоторых других Полицторид жизненный цикл усложнен тем, что половое и бесполое размножение осуществляется разными зооидами (рис. 213). Особенно своеобразен жизненный цикл *Distaplia* (Brien, 1948; Иванова-Казас, 1965, 1966). Еще у зародыша *Distaplia* образуется короткий пролиферирующий стolon, от которого отделяется только одна так называемая примордиальная почка (рис. 214). Завершивший метаморфоз оозоид живет сравнительно недолго, но из пежацей в его тунике примордиальной почки начинает развиваться бластозоид. Однако этот процесс не доходит до конца, так как примордиальная почка двумя перетяжками подразделяется на три фрагмента — вторичные почки. Задний, самый крупный фрагмент продолжает развитие и становится функционирующим зооидом, а передний и средний фрагменты остаются в слабо дифференцированном состоянии, продолжают расти, получая питательные вещества из туники, и периодически снова разделяются на две или три части. Некоторые из получившихся третичных, четвертичных и т. д. почек развиваются во взрослых бластозоидов, остальные продолжают размножаться делением. Взрослые зооиды *Distaplia* к бесполому размножению не способны; в молодых колониях они остаются стерильными, но обеспечивают колонию питанием, в более зрелых колониях в них развиваются половые клетки. Таким образом, увеличение числа составляющих колонию зооидов происходит исключительно за счет деления индифферентных почек. Оозоид и бластозоид 1-го поколения (примордиальная почка) размножаются только бесполом путем, а в последующих поколениях бластозоидов происходит „расщепление” на продолжающие делиться индифферентные почки и завершающие развитие бластозоиды, часть которых остается бесплодной (рис. 213, Г). К *Distaplia* уже можно применить понятие метазенез, так как размножающиеся делением индифферентные почки остаются недоразвитыми и резко отличаются от взрослых зооидов. Этот жизненный цикл можно назвать полигенетическим.

Doliolida, *Pyrosomida* и *Salpae* унаследовали от Асцидий пролиферирующий стolon, но строение последнего усложнилось, так как в его состав вошли помимо свойственного столону Полицторид эпикарда („глочной трубки”) дериваты перикарда, перибрахияльных полостей и других внутренних органов. Кроме того, стolon превратился в длительно функционирующий орган, так как по мере отделения от его свободного конца почек он продолжает расти благодаря образовавшейся у его основания зоне роста.

Жизненный цикл *Pyrosomida* довольно прост. Оозоид (циатозоид), еще оставаясь в теле материнской особи и внутри яйцевой оболочки, развивает пролиферирующий стolon, который разделяется на 4 (у *Pyrosoma*) или много (у *Pyrosotrema*) почек. После этого циатозоид дегенерирует, а бластозоиды образуют маленькую колонию, которая выходит из оболочки и тела матери и начинает жить самостоятельно. Благодаря столонияльному почкованию бластозоидов колония растет, но бластозоиды производят и половые продукты (рис. 213, А). У Пирсомид оозоид и бластозоиды сильно отличаются морфологически, причем оозоид еще напоминает по своему строению Асцидию, а бластозоиды подверглись большому морфологическим изменениям из-за своеобразной структуры их колонии.

Если пренебречь тем, что не все члены колонии участвуют в половом размножении, жизненный цикл *Pyrosomida* можно охарактеризовать как дигенетический.

Гораздо более сложен полигенетический цикл *Doliolida*. Согласно классической схеме (Korschelt, Heider, 1910; Neumann, 1935), от расположенного на брюшной стороне оозоида (кормилки) пролиферирующего столона отделяется большое количество мелких индифферентных „блуждающих” почек, которые с помощью специальных гигантских амебонных клеток (форозитов) мигрируют по поверхности тела кормилки и прикрепляются к особому спинному отростку. Здесь между почками и кормилкой устанавливается вторичная трофическая связь типа эпителиальной плаценты —

сначала почки получают питательные вещества из спинного отростка, потом часть почек превращается в гастрозоиды и начинает кормить всю колонию. Из почек, отделившихся от пролиферирующего столона первыми, помимо гастрозоидов развиваются также так называемые форозоиды. Форозоиды имеют характерную для Дוליолид бочонкообразную форму, но некоторое время остаются прикрепленными к спинному отростку ножкой. На эту ножку оседают более поздние индифферентные почки, из которых развиваются протогонозоиды. Последние остаются слабо развитыми, но путем неравномерного деления дают начало следующему поколению — гонозоидам, которые тоже прикрепляются к ножке форозоида. Закончивший свое развитие форозоид отделяется от спинного отростка и вместе с сидящими на нем протогоно- и гонозоидами начинает самостоятельно плавать и питаться. Достигшие определенной стадии развития гонозоиды тоже отделяются и становятся половозрелыми. Согласно приведенной схеме, в жизненном цикле Дוליолид чередуются одно поколение оозоида (кормилка) и два поколения бластозоидов, причем 1-е поколение представлено особями трех типов: гастро-, форо- и протогонозоидами, 2-е поколение представлено гонозоидами. Гастро- и форозоиды в процессах размножения не участвуют (рис. 213, Д).

Жизненный цикл Дוליолид не отличается строгой стабильностью и допускает значительные вариации. Многие авторы отмечали, что блуждающие почки по пути к спинному отростку иногда (подобно индифферентным почкам *Distaplia*) успевают разделиться, а у *Doliolum nationalis* каряду с типичным циклом имеется и укороченный. По наблюдениям Браконно (Власов, 1971, 1974), форозоиды способны сами почковаться и производить снова форозоиды или же гонофорозоиды, у которых одновременно имеются и ножка с прикрепленными к ней почками, и половые железы. Если описание Браконно соответствует действительности (кое-что в нем не вполне ясно), то жизненный цикл *D. nationalis* выглядит, как показано на рис. 213, Е.

Сальпы в отличие от Дוליолид имеют очень простой жизненный цикл: оозоид („одиночная” сальпа) половых желез не имеет, но отделяет от пролиферирующего столона цепочки бластозоидов („общественных” сальп), которые размножаются только половым путем. Таким образом, происходит чередование одного полового и одного бесполого поколений (рис. 213, В) и никаких вариаций в жизненном цикле не происходит. Такая простота цикла имеет в данном случае вторичное происхождение, о чем свидетельствует его стабильность и резкое разделение полового и бесполого поколений. При этом жизненный цикл Сальп легче вывести из сравнительно примитивного цикла Пирсомид, чем из сложного и специализированного цикла *Tunicata*, Дוליолид. На основании особенностей жизненных циклов пепагических признаков а также структуры пролиферирующих столонов и некоторых других признаков можно заключить, что *Pyrosomida* и *Salpae*, с одной стороны, и *Doliolida* — с другой, представляют две филогенетические ветви, произошедшие независимо от разных представителей сем. Polycitoridae. По этим признакам Пирсомиды и Сальпы стоят ближе к *Hypsistozoa*, а Дוליолиды — к *Distaplia* (Иванова-Казас, 1995).

Глава IX

Познакомившись с эволюцией отдельных процессов, из которых складывается индивидуальное развитие (дробления, гастрюляции и т. д.), посмотрим, как эволюционирует онтогенез в целом. Согласно современным представлениям, онтогенез протекает по генетически обусловленной программе, это целенаправленный процесс, ведущий к построению половозрелого животного, адаптированного к определенным условиям существования. Но для сохранения вида не меньшую роль играют эмбриональные и личиночные адаптации, без которых эта „цель” не будет достигнута. Генетическая программа развития не является чем-то абсолютно стабильным, в ней происходят изменения, без которых эволюция была бы невозможной. Как подчеркивал Шмальгаузен (1938), эволюция происходит путем отбора целых онтогенезов.

Наследственные изменения онтогенеза грубо можно разделить на две категории — усложняющие развитие и упрощающие его. Усложнение и удлинение онтогенеза связаны прежде всего с прогрессирующим усложнением дефинитивной организации животных и проявляются в появлении зачатков новых органов, в изменениях пространственных отношений между зачатками и т. д. Кроме того, незрелые стадии развития часто берут на себя выполнение каких-то жизненно важных функций (например, расселения у морских донных беспозвоночных или питания и накопления запасных питательных веществ у Насекомых), что приводит к возникновению специализированных личиночных форм и метаморфоза. В результате онтогенез распадается на два этапа — сначала действует установка развития на личинку, а потом — на взрослое животное. Из-за приспособлений к смене времен года или к смене хозяев у паразитических животных возникает чередование поколений, различающихся морфологически и по способу размножения, и вырабатываются сложные жизненные циклы.

Наряду с этим в эволюции онтогенеза постоянно действует тенденция к рационализации развития и происходят изменения, делающие развитие более коротким и экономным. Если, например, личинка по каким-то причинам утрачивает свое биологическое значение и не оправдывает связанных с ее формированием энергетических затрат, личиночная стадия тем или иным способом элиминируется. Примерами рационализации развития можно считать возникновение сложной предварительной структуры ийца, которая путем оплазматической сегрегации при дроблении упрощает начальные процессы дифференциации зачатков, выработку инвагинационного способа гаструпации, образование вторичного рта и т. д.

В результате взаимодействия этих двух тенденций в эволюции онтогенеза, происходящего в различных конкретных условиях, возникло большое разнообразие

типов развития, характеризующих разные таксономические группы. Понятие „тип развития“ (точнее – „план развития“) введено в научную литературу Бэром (1828), который пришел к выводу, что каждому типу организации соответствует свой „план развития“. Однако в его время дать развернутую характеристику типов развития еще было невозможно, так как эмбриология беспозвоночных животных почти совсем не была известна. Поэтому положение Бэра имело скорее декларативный характер и установленные им 4 типа развития различались в основном по типу симметрии позднего зародыша (см. с. 440). Как полагал Бэр, эти 4 типа развития никак не связаны друг с другом, а эволюционные изменения возможны только в пределах каждого типа. Эти идеи Бэра не оказали заметного влияния на дальнейшее развитие эмбриологии.

Теперь мы располагаем огромным количеством фактических материалов, что (как это часто бывает) не облегчает задачу классификации типов развития, а еще больше усложняет. Вместе с тем стала очевидной возможность самых значительных эволюционных изменений в ходе развития.

Шмидт (1951, 1968) подошел к этой проблеме с точки зрения отношений зародыша с окружающей средой. По Шмидту, существуют три основных типа развития: свободный личиночный, неличиночный и несвободный личиночный. Первые два из названных типов не нуждаются в пояснениях, а несвободный личиночный объединяет настолько различные явления, что Шмидт подразделяет его на три подтипа: развитие с паразитической личинкой (например, у Трематод и Ленточных червей), развитие с инкапсулированной личинкой (которое наблюдается в тех случаях, когда у зародыша возникают специальные приспособления для активного заглатывания находящихся внутри яичевых оболочек питательных материалов в виде белковой жидкости или желточных клеток, — например у *Tricladida* в Дождевых червей) и развитие при живорождении (у *Onychophora*, *Mammalia* и др.). Свободный личиночный тип развития является первичным, а неличиночный и несвободный личиночный — производными.

[illegible]

Чтобы избежать такой односторонности, типом развития следует считать исторически сложившийся комплекс коррелятивно связанных друг с другом морфогенетических процессов, как очень древних, унаследованных от отдаленных предков, так и приобретенных недавно, как стратегических, так и тактических (Иванова-Казас, 1987б). Обычно в пределах каждого типа развития имеются различные варианты, которые зависят отчасти от конкретных условий существования и стратегии размножения, а отчасти отражают процесс эволюционного становления данного типа и зарождения в его недрах новых типов. Последнее можно себе представить как появление по каким-то генетическим или экологическим причинам и вопреки существовавшей корреляции нового способа морфогенеза, который оказался настолько полезным и устойчивым, что, влияя на другие онтогенетические процессы, создает новую систему морфогенетических корреляций. Одной из задач эволюционной эмбриологии является выяснение вопроса, какой из взаимосвязанных онтогенетических процессов играя ведущую роль при выработке каждого нового типа развития.

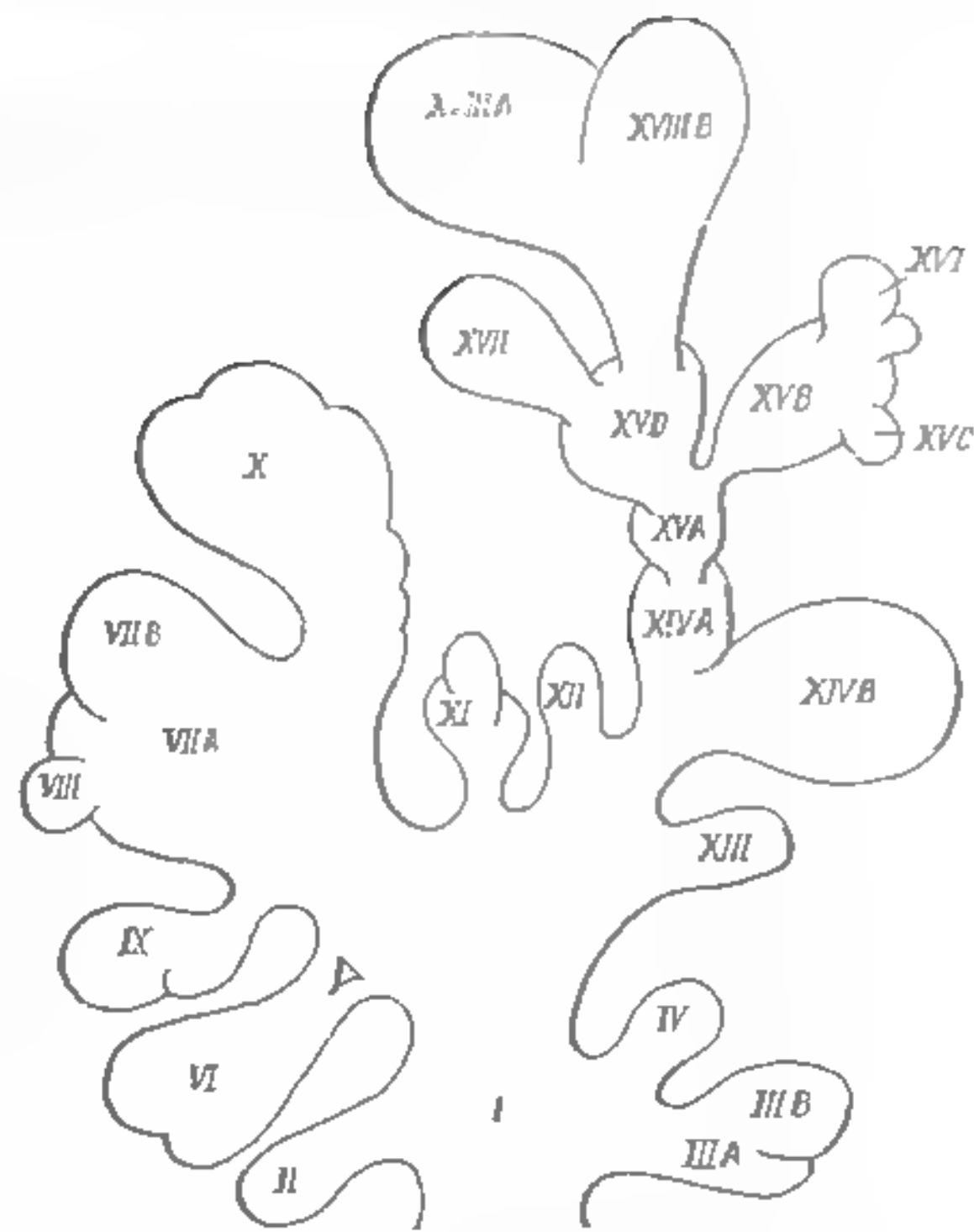


Рис. 215. Эволюция типов развития Metazoa (по: Иванова-Казас, 1978б, с изменениями).
Большинство типов развития обозначено названиями тех групп животных, у которых они хорошо выражены.

I — гипотетический тип развития первичных Metazoa; II — Porifera; III A и III B — Cnidaria с метатенезом и без него; IV — Ctenophora; V — Archibilateria; VI — Nematelminthes; VII A — Spiralia, VII B — тип развития Annelida, усложненный метатенезом; VIII — меробластический тип развития Cephalopoda; IX — Plathelminthes Neophora; X — артроподный тип развития; XI — Tentaculata; XII — Pogonophora; XIII — Chaetognatha; XIV A — Hemichordata, XIV B — тот же тип развития, усложненный сечкой типа симметрии при метаморфозе у Echinodermata; XV — развитие низших Хордовых с вариантами: A — Actina, B — Ascidiacea и Doliolida, C — Appendicularia, D — голобластические Anaplia; XVI — Pyrosomida и Salpae; XVII — меробластические Anaplia; XVIII — Amniota с вариантами: A — Sauropsida, B — Mammalia.

Первичной формой размножения было, по всей вероятности, разделение тела на два или несколько фрагментов (Мясоедов, 1935). Деление остается основной формой размножения у большинства Протистов, но у колониальных представителей этого царства индивидуальное развитие усложнилось, и его содержанием стало формирование мультиселочного индивида высшего порядка, составной частью которого является деление нескольких клеточных поколений. Онтогенез колонии Protozoa стал отправной точкой эволюции онтогенеза Metazoa. Предполагаемая эволюционная преемственность между типами развития изображена на рис. 215.

Попытаемся представить себе, каким должен был быть онтогенез гипотетической Фагоцителлы. Ей уже было свойственно половое размножение, которое было либо унаследовано от протозойных предков, либо возникло у нее самой. Признаками онтогенеза при половом размножении были, по всей вероятности: 1) развитие зародыша во внешней среде вне материнского организма; 2) бедные желтком изолецитальные яйца, еще не имеющие собственной оболочки; 3) полное равномерное изометрическое дробление, при котором бластомеры слабо связаны друг с другом, легко перемещаются, но на 4-клеточной стадии чаще всего располагаются в виде тетраэдра или же —

при сохранении более прочных связей друг с другом — образуют палинтомическую табличку; 4) отсутствие прямой преемственности между полярностью яйца и полярностью зародыша; 5) два основных типа тена (кинобласт и фагоцитобласт) обладали аномальным характером; 6) если считать Фагоцителлу голопелагическим организмом, то личинка отсутствовала, ее появление у Metazoa было связано с переходом взрослых животных к доному образу жизни; 7) наряду с половым размножением существовало также бесполое, которое осуществлялось путем деления или почкования, но не приводило к образованию колоний и не сопровождалось метатенезом (рис. 215, тип I).

На основе этого типа развития выработались типы, свойственные Porifera, Cnidaria, Ctenophora и нижшим Bilateria. У Губок (тип II) после перехода их предков к прикрепленному образу жизни бесполое размножение получило сильное развитие и стали формироваться колонии, в которых индивидуальность отдельных зооидов выражена слабо. Развитие зародышей обычно протекает в теле материнской губки или колонии, дробление в большинстве случаев сохраняет все перечисленные выше примитивные черты, гаструляция у некоторых видов полярнозависима, эмбриональное развитие завершается формированием бластулообразной личинки или ларенхимулы. Во время метаморфоза у Губок происходит извращение зародышевых листков, возникшее как адаптация к прикрепленному образу жизни и ставшее возможным благодаря низкому уровню интеграции этих животных и слабой специфичности самих листков.

III тип развития представлен у Cnidaria, которые, по-видимому, перешли к седентарности уже после того, как у них произошла эпителизация фагоцитобласта. Среди Книдарий есть яйцекладущие и живородящие виды. Яйца изолецитальные, но у некоторых видов количество желтка стало значительным. Дробление чаще всего остается полным и сохраняет неустановившийся характер. Формы гаструляции очень разнообразны, впервые появляется инвагинация. По своему положению бластопор соответствует редуцированному полюсу яйца, который становится вегетативным. У яйцекладущих видов первой личиночной стадией является ресничная бластула, которая затем превращается в ларенхимулу и плагулу. Это первично-лещитотрофные личинки с непродолжительным периодом плавания. Но у Anthozoa встречаются и планктотрофные личинки, которые за время пелагической жизни успевают достичь довольно сложного строения. Такие личинки, по-видимому, выполняют расселительную функцию и тем компенсируют отсутствие у Коралловых полипов медузоидной стадии.

У Книдарий переднезадняя ось личинки соответствует анимально-вегетативной оси гаструлы. В типичном случае личинка прикрепляется передним концом и превращается в полип, ротовое отверстие которого образуется на месте бластопора. У живородящих видов наблюдается склонность к эмбрионизации и к самостоятельной роющих видов наблюдается склонность к эмбрионизации и к самостоятельной жизни переходят личинки, значительно продвинувшиеся в развитии, иногда даже вполне сформированный полип (актинула). Большинство Книдарий свойственно бесполое размножение, представленное очень разнообразными формами, у Hydrozoa и Scyphozoa возник метатенез. По наличию или отсутствию метатенеза тип развития Книдарий можно разделить на два подтипа. Развитие без метатенеза первично, но существуют виды, которые утратили его вторично.

Свойственный Гребенникам IV тип развития имеет четкую характеристику и почти не подвержен вариациям. Яйца, одетые собственной оболочкой, откладываются в воду. Они относятся к изолецитальному типу и прорываются своеобразное птермнированное двусимметричное дробление. В гаструляции сочетаются элементы инвагинации и инвагинации. Бластопор образуется на редуцированном полюсе. Личинка эпителлизируется. Эмбриональное развитие практически прямое, хотя у видов с вторично измененной окончательной организацией ювениальная стадия приобретает значение личинки. Бесполое размножение наблюдается только в аберрантной группе Поязюющих

гребнепиков (*Platyclepea*). Начальные стадии становления типа развития Гребнепиков неизвестны, никакие другие типы развития от него не произошли.

Первичные *Bilateria* представляют собой узловую точку эволюции, и потому особенно важно охарактеризовать их тип развития (V). Среди современных животных этот тип в чистом виде не сохранился. Хотя *Ascoela* считаются самыми примитивными Билатериями, в их развитии уже проявляются черты специализации, а развитие Архибилатерий должно было быть таким, что могло послужить отправной точкой для возникновения нескольких различных типов. Исходя из этих соображений, можно предположить, что 1) уже обладающие первичной оболочкой яйца Архибилатерий относились к изолецитальному типу, но при дальнейшем увеличении количества желтка они легко могли преобразоваться в яйца тело- или централецитального типа; 2) дробление все еще оставалось неустойчивым и недетерминированным, почему на его базе могло возникнуть спиральное, билатеральное или радиальное дробление; 3) гаструляция была поляризованной, причем бластополю располагался на анти-латеральном полюсе (первичная ось яйца совпадала с анимально-вегетативной), но позднее из-за неравномерного роста эктодермы гаструлы смещался в сторону редуцированного полюса, т. е. происходило искривление анимально-вегетативной оси; 4) гаструляция приводила к формированию трех зародышевых листков, причем мезодерма (периферическая часть фагоцитобласта) развивалась отчасти из клеток, подлежащих выселяться из кишечника (так называемая эктомезодерма), а отчасти (энтомезодерма) путем деламинации в той клеточной массе, которая попадала внутрь зародыша через бластополю; 5) индивидуальный жизненный цикл Архибилатерий включал в себя стадии пелагической атрохной личинки и ползающего по дну взрослого животного; 6) бесполое размножение как обязательная часть жизненного цикла уже отсутствовало, но сохранилась хорошо выраженная способность к различным восстановительным процессам, которая при определенных условиях может послужить почвой для возрождения бесполого размножения.

От Архибилатерий очень рано обособилась филогенетическая ветвь, представленная Нематодами и Гастротрихами. Этих животных обычно включают в таксономический тип *Nemathelminthes*, который имеет, по видимому, полифилетическое происхождение, что отражается и в развитии входящих в него классов. Тем не менее этих животных объединяют некоторые общие и довольно своеобразные черты, так что можно говорить об особом (VI) типе развития, которому присущи следующие признаки: 1) изолецитальные или с признаками телолецитальности (у *Rotatoria*) яйца; 2) полное детерминированное дробление с более или менее ясно выраженными признаками билатерального типа, которое может быть выведено из тетраэдрического у *Gastrot-richa* и *Nematoda* и из спирального у *Acanthocephala* и *Rotatoria*, а у *Priapulida* и *Gordiacea* приближается к радиальному; 3) образование рта на месте бластополю; 4) отсутствие ресничной личинки; 5) тенденция к раннему прекращению деления клеток, приводящая у *Nematoda*, *Rotatoria* и *Acanthocephala* к постоянству клеточного состава некоторых органов или всего тела и, как следствие этого, 6) пониженная регенерационная способность и полное отсутствие бесполого размножения.

На основе типа развития Архибилатерий сформировался спиральный тип (VII), который представлен у Немертин, примитивных Плоских червей (*Archozoophora*), Камптозоев, Моллюсков, Сипункулид, Эхиурид и Кольчатых червей. Для него характерны: 1) телолецитальные яйца; 2) детерминированное спиральное дробление, завершающееся образованием малоклеточной бластомерной бластулы; 3) гаструляция, осуществляющаяся путем погружения внутрь небольшой группы клеток (9 энтобластов и 1–2 мезобласта, происходящих от соматобласта 4d; 4) превращение бластополю в рот; 5) телобластическое образование мезодермальных полосок; 6) формирование ресничной личинки трохофорного типа. Конечно, не всегда все эти признаки хорошо выражены. Так, у Немертин дробление еще слабо специализировано, а телобластический способ образования мезодермы, по-видимому, отсутствует.

Спиральный тип развития подвергся различным модификациям. У Аннелид он усложнился включением в развитие процесса сегментации и возникновением зоны роста (соответственно на схеме спиральный тип разделен на два варианта: А и В). Во всех таксонах со спиральным типом развития встречаются планктотрофные и личитотрофные личинки, из-за чего по-разному протекают и ранние стадии развития. При значительном увеличении запасов желтка (или возникновении других источников питания зародыша) происходит эмбрионизация личинки, причем личиночные органы остаются недоразвитыми или вовсе не развиваются, и развитие становится прямым (такие вариации наблюдаются и в других типах развития). Полное выпадение личиночной стадии привело у *Clitellata* и *Cephalopoda* к выработке новых вариантов развития. У *Clitellata* еще сохранилось спиральное полное дробление, хотя и в сильно модифицированном виде, почему их можно оставить в составе *Spiralia*, но возникли специальные приспособления для поглощения и усвоения питательной жидкости кокона. А у Головоногих моллюсков (VIII тип развития) дробление стало дискоидальным, соответственно изменились процессы гаструляции и органогенеза.

У *Turbellaria Neoophora* и происшедших от них паразитических Плоских червей из-за присутствия в яйцевых капсулах желточных клеток тоже возник своеобразный (IX) тип развития. Дробление в большей или меньшей степени отошло от спирального типа и приобрело беспорядочный характер, часть бластомеров стала служить для переработки желточных клеток; у *Ticladida* для выполнения этой функции зародыш временно превращается в специальную „желточную личинку“. Ресничные пелагические личинки у этих червей не имеют ничего общего с трохофорой; у паразитов они сохранились только в тех случаях, когда они служат для заражения хозяина. Особый вариант этого типа развития, усложненный гетерогонией, представлен у *Trematoda*.

У Членистоногих выработался новый (X) тип развития, который соответственно можно назвать артроподным. Типичными признаками развития Членистоногих считаются: 1) центролецитальные яйца; 2) поверхностное дробление; 3) обособление зародышевых листков путем иммиграции клеток из небольшой области бластомеры, называемой зародышевым пятном или зародышевой полоской; 4) отсутствие стабильных отношений между бластомеральной областью и отверстиями кишечника и соответствующие вариации проморфологических отношений; 5) постэмбриональное развитие, сопровождающееся периодическими линьками, отсутствие ресничной личинки и возникновение вторичных личинок, соответствующих более поздним (уже сегментированным) стадиям развития; 6) общая для разных подтипов тенденция к эмбрионизации, следствием которой является переход от анаморфоза к эпиморфозу, а также тенденция к сокращению и стабилизации количества линек. Разумеется, в пределах этого типа тоже имеются вариации; во всех подтипах Членистоногих еще сохранились представители с изолецитальными яйцами и с полным дроблением со следами спирального типа. Наблюдаются и вторичные отклонения от типичных отношений (например, у полиэмбрионических Наездников).

Поскольку филогенетическая близость Членистоногих к Кольчатым червям не подлежит сомнению, корни артроподного типа развития следует искать в спиральном подтипе, но еще не приобретшем все свои наиболее характерные черты. По всей вероятности, те Кольчатые черви, от которых произошли Членистоногие, еще имели изолецитальные яйца и недетерминированное гомоквадрантное спиральное дробление, а выработка артроподных признаков началась с образования централецитальных яиц. Впрочем, на этот счет остаются некоторые сомнения, изложенные в гл. III.

От Архибилатерий произошли также *Tentaculata*, *Deuterozoophora* и близкие к последним *Rogozophora* и *Chaetognatha*. Для большинства из названных групп характерно радиальное дробление (развившееся, по-видимому, из неспециализированного и недетерминированного спирального) и образование многоклеточной бластулы и эпителизированной стенкой. То обстоятельство, что эмбриональные клетки рано организуются в единый эпителиальный пласт, способствовало возникновению таких

признаков, как инвагинационная гастрология, энтероцельное образование мезодермы, развитие нервной системы из жабробообразного впячивания кожного эпителия у Хордовых. Но в каждой из этих групп развитие имеет свои особенности.

По-видимому, можно говорить о существовании типа развития *Tentaculata* (XI), хотя найти общие черты в развитии разных представителей этого таксона не легко. Дробление яиц у *Tentaculata* приближается к радиальному типу, хотя иногда наблюдаются сяды спирального типа. Гастрология чаще всего протекает по типу инвагинации, реже (у Мшанок) — как плотное вращение. Бластомер обычно превращается в рот, но имеются исключения (некоторые *Brachiopoda*). Мезодерма образуется в рот, но имеются исключения (некоторые *Brachiopoda*). Целом подразделяется на 2–3 пары мешков. Личинки *Tentaculata* (актинотроха, цифонаут, умбеппария и др.) довольно разнообразны и не могут быть отнесены ни к трохофорному типу, ни к типу диплеврулы. Прикрепленный образ жизни взрослых животных вызвал у Форонид усложнение процессов метаморфоза и изменения проморфологических отношений. У Мшанок вторично появилось бесполое размножение, поколение оозоида представлено личинкой, которая после прикрепления дает начало одной (реже двум) почкам и погибает, не завершив метаморфоза. Так как личинки многих Мшанок лецитотрофны и лишены кишечника, энтодерма, как обособленный листок, часто не образуется.

Для *Rogonophora* (XII тип развития) характерно, что 1) в организации яйца сочетается теплоцитальность с билатеральной симметрией и плагиаксонией; 2) дробление проявляет следы спирального типа и приводит к образованию неравномерной стерробластулы; 3) в гастрологии сочетаются признаки инвагинации и эпиболлии; 4) целом образуется энтероцельным способом и сначала расчленяется на 4 отдела, 5) задняя часть целоцелей подвергается вторичной метамеризации; 6) образование червеобразной личинки, не похожей ни на какую другую. Исходя из высказанных выше соображений о причинах возникновения энтероцелии, можно заключить, что *Рогонофоры* произошли от животных, которым были свойственны мелкие, бедные желтком яйца и эпителиальная бластула.

У *Chaetognatha* (XIII тип развития) представлены изолецитальные яйца, полное равномерное дробление со следами спиральности, эпителиальная бластула, инвагинационная гастрология, вторичный рот, энтероцельное образование мезодермы, олигомерность и вторичная протаксония. Личиночной стадии нет. Бесполое размножение отсутствует.

Развитие низших *Deuterostomia* (XIV тип) включает следующие признаки: 1) бедные желтком изолецитальные яйца; 2) полиое, обычно равномерное дробление радиального типа; 3) эпителиальную многоклеточную бластулу и инвагинационную гастрологию; 4) энтероцельное образование мезодермы и расчленение целома на три отдела; 5) образование вторичного рта, превращение бластопора в анус и восстановление протаксонии; 6) личинку типа диплеврулы. В наиболее чистом виде этот тип развития представлен у *Eteopterousia* (XIV, A), эволютивный метаморфоз которых привел к образованию червеобразной дефинитивной формы, он несколько изменен у *Pterobranchia* и значительно модифицирован у *Echinodermata* (XIV, B) из-за происходящего во время метаморфоза перехода от билатеральной симметрии к радиальной.

Тип развития низших Хордовых (XV) представлен у Ланцетника, Асцидий, Аппендикулярий, Миноги, некоторых Рыб и Амфибий. В своем первоначальном варианте (XV, A) он наблюдается у Ланцетника и характеризуется 1) изолецитальными яйцами; 2) почти равномерным радиальным дроблением; 3) эпителиальной (пластурой); 4) инвагинационной гастрологией; 5) энтероцельным образованием трех пар целомерических мешков, последний из которых (метацели) подвергается вторичной метамеризации; 6) отсутствием первичной личинки и появлением вторичной с основными чертами дефинитивного плана строения.

От этого, исходного для Хордовых, типа развития отклонилось развитие Асцидий (XV, B), которое сопровождается некробиотическим метаморфозом, приводящим к значительным изменениям в плане строения взрослых животных. Ранние стадии развития Асцидий проявляют черты специализации — дробление стало билатеральным и строго детерминированным, многие органы личинки отличаются постоянством клеточного состава, метамерия целома выражена неясно. Из-за сидячего образа жизни у многих Асцидий выработались различные формы бесполого размножения, совершенно не свойственного Ланцетнику.

Эмбриональное развитие Аппендикулярий (XV, C) протекает так же, как у Асцидий (упомянутые черты специализации у них даже усилились), но из-за неотенического происхождения Аппендикулярии не проходят метаморфоза.

От колониальных Асцидий произошли также *Thallacea*. Эти животные ведут пелагический образ жизни, и стадия личинки, выполняющая у Асцидий жизненно важные функции расселения и выбора подходящего места для прикрепления, утратила свое значение. Все же у *Полиоид* личинка формируется, хотя и проходит метаморфоз внутри яйцевых оболочек; поэтому их тип развития близок к таковому Асцидий. У *Пиромид* и *Сальп* стадия личинки из развития выпала, вместе с ней были утрачены и все характерные особенности типа развития Хордовых. Кроме того, сильно изменились и ранние стадии развития — из-за большого количества желтка у *Пиромид* и из-за своеобразной формы плацентарного живорождения у *Сальп*. Этого достаточно, чтобы рассматривать развитие *Пиромид* и *Сальп* как особый тип (XV).

В другом направлении эволюционировало развитие низших Позвоночных (XV, D). Яйца этих животных стали накапливать много желтка и приобрели телолецитальную организацию; дробление рано утрачивает правильность и завершается образованием неравномерной цепобластулы, в стенках которой клетки располагаются в несколько слоев. Из-за этого инвагинация в чистом виде становится невозможной и обычно комбинируется с эпиболлией, а энтероцельное образование целома сменилось процессом, который напоминает деламинацию.

Все эти особенности развития низших Позвоночных подготовили независимое возникновение меробластического типа развития у *Миксин*, *Селяхий* и *Костистых рыб* (XVII), при котором наблюдается дискоидальное дробление, а в процессах обособления зачатков все более важную роль начинает играть целаминация.

Возникновение у наземных Позвоночных системы защитных эмбриональных оболочек и других провизорных органов привело к выработке еще одного типа развития с двумя подтипами; у *Sauropsida* (XVIII, A) произошло дальнейшее усиление признаков меробластического типа, а у *Mammalia* (XVIII, B) — связанные с плацентарным живорождением возврат к полному дроблению и смена функций у провизорных органов.

Схема, отображающая изложенные выше представления об эволюции типов развития (рис. 215), в общих чертах похожа на обычное филогенетическое древо (что вполне естественно, так как эволюция взрослых животных и эволюция их онтогенеза неотделимы друг от друга), но имеются и различия.

Так, спиральный тип развития объединяет несколько таксономических типов, а в пределах Хордовых можно различить несколько типов развития. Мы рассмотрели лишь самые основные направления эволюции онтогенеза у *Metazoa*, более детальное изучение этого процесса в пределах отдельных таксономических групп приведет к еще большему сближению нашей схемы с филогенетической. Возможно, при этом обнаружится множество общих тенденций и параллелизмов, часть которых очевидна сейчас. Хотя некоторые из высказанных выше соображений могут быть подвергнуты сомнению, существование эволюционной преемственности между различными типами развития остается бесспорным.

ДОПОЛНЕНИЕ

Обычно признается существование у Bilateria двух основных личиночных форм — трохофоры и диплеврулы, из которых первая характерна для Первичноротых, а вторая — для Вторичноротых, но при этом остается неясным положение актинотрохи и других личинок Tentaculata. Многие авторы склонны относить актинотроху к личинкам трохофорного типа, а другие сближают ее с диплеврулой, так что она оказывается в роли промежуточной формы. Действительно, если исходить только из строения ресничного аппарата, можно построить эволюционный ряд: трохофора → актинотроха → ториярия → диплеврула Иглокожих (рис. 216). Согласно этой схеме, в процессе эволюции прототрох редуцируется (его остаток представлен ресничной оторочкой капюшона актинотрохи), несколько дольше сохраняется телотрох, а метатрох получает более сильное развитие и превращается в ресничный шнур личинок типа диплеврулы. Редукция прототроха могла быть также причиной изменения механизма сбора пищевых частиц (перехода от downstream к upstream collecting system). Появление личинок типа диплеврулы совпало с возникновением вторичного рта.

Однако при более глубоком морфологическом анализе эта схема оказывается несостоятельной. Если бы у предков Tentaculata и Deuterostomia уже была специализированная „типичная“ трохофора (с прото-, мета- и телотрохом), она должна была бы иметь и высокоспециализированное детерминированное спиральное дробление с трохобластами, соматобластами и мезодермальными телобластами. На самом же деле дробление этих животных относится (или приближается) к радиальному типу, а мезодерма образуется у них не телобластическим, а энтероцельным способом.

В высшей степени сомнительна гомология метатроха ресничкам щупалец актинотрохи и ресничному шнуру диплеврулы. Метатрох развивается из клеток, расположенных в вегетативном полушарии ниже ротового отверстия трохофоры (т. е. сместившегося на брюшную сторону бластопора), в то время как зачаток ресничного шнура целиком располагается в анимальной части бластулы Морского ежа (см. рис. 93). Если бы окаймленная ресничным шнуром околоротовая впадина диплеврулы соответствовала той части трохофоры, которая расположена выше метатроха, то апикальный орган (который служит маркером анимального полюса) должен был бы находиться в ее центральной части. Но у ториярии апикальный орган лежит за пределами околоротовой впадины, хотя два залива последней и подходят к нему вплотную.

Щупальца актинотрохи представляют собой в сущности зачаток дефинитивного питающего аппарата Форонид. Выше было высказано предположение, что и ресничный шнур диплеврулоидных личинок является сильно модифицированным зачатком околоротовых щупалец, которые были присущи первичным Deuterostomia, но в настоящее время сохранились только у Pterobranchia и Lophenteropneusta.

Следует, наконец, заметить, что для структурных изменений, на отображение

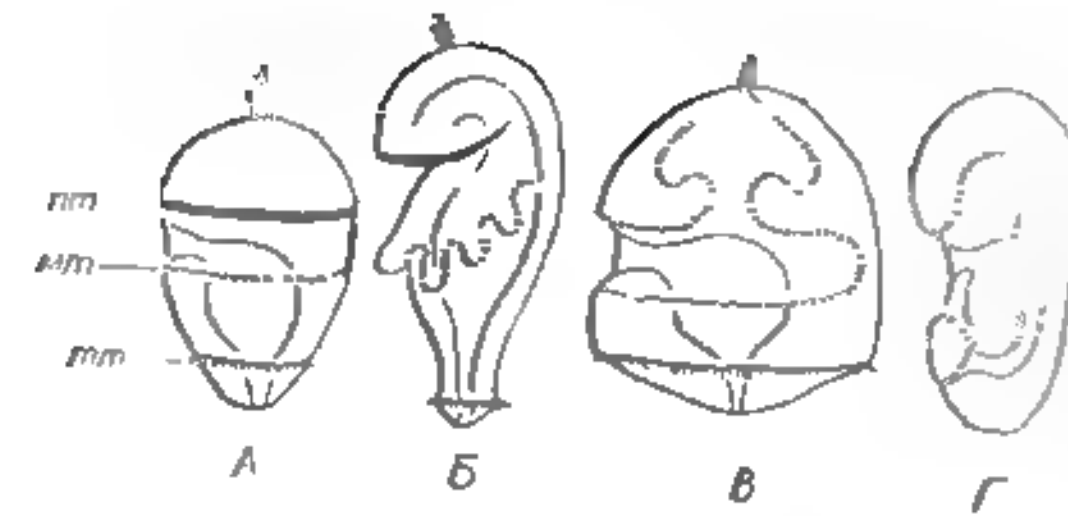


Рис. 216. Схема, иллюстрирующая одно из представлений об эволюции основных личиночных форм у Bilateria.

А — трохофора, Б — актинотроха, В — ториярия, Г — диплеврула Иглокожих. mt — метатрох, pt — прототрох, tt — телотрох.

которых претендует рис. 216, должны быть достаточно веские причины, но обнаружить их в образе жизни личинок не удастся.

Таким образом, от этой очень привлекательной на первый взгляд схемы приходится отказаться. В эволюции ресничных органов большую роль играют явления типа конвергенции и параллелизма, которыми и объясняются черты сходства в рассмотренных личинках.

ЛИТЕРАТУРА

Акин А.А., Соин С.Г. Приспособительные особенности эмбриогенеза нотобранха *Notobranchius guentheri* // *Вопр. икhtiологии*. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 846–858.

Айзенштадт Т.В. Цитология оогенеза. М., 1984. 247 с.

Анакина Р.П. Эмбриональное развитие баренцевоморской губки *Leucosolenia complicata* Mont. (Calcarea) // *Морфогенез губок*. Л., 1981. С. 52–58. (Труды БиНИИ; № 33).

Бадалподжаев И. Эмбриональное развитие *Rhabditis elegans* (Nematoda) // *Вестн. ЛГУ. Сер. биол.* 1970. Т. 15, вып. 3. С. 7–17.

Бадалподжаев И. Эмбриогенез галловой нематоды *Meloidogone javanica* (Tylenchida) // *Зоол. журн.* 1971. Т. 58, вып. 11. С. 1621–1631.

Беклемышев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1944. 492 с.

(Беклемышев В.Н.) Beklemishev W. On the relationship of the Turbellaria to the other groups of animal kingdom // *The lower Metazoa* / Ed. E. C. Dougherty. Berkeley, Los Angeles, 1963. P. 234–244.

Беклемышев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 3-е. М., 1964а. Т. 1. 432 с.; 1964б. Т. 2. 456 с.

Беклемышев К.В. Соотношение морфологических осей и таксономическая близость основных групп первичноротых животных // *Журн. общ. биол.* 1970. Т. 31. С. 302–315.

Богомолов С.И. История развития *Convoluta* в связи с морфологией ресничных червей // *Тр. о-ва естествоисп. Казань*, 1960. Т. 120, вып. 6. С. 155–208.

Богута К.К. Ранний онтогенез *Aplanorus biaculeatus* (Turbellaria, Acoela) // *Зоол. журн.* 1972. Т. 51, вып. 3. С. 332–340.

Богута К.К., Миничев Ю.С. О гистолого-эмбриологических особенностях низших Metazoa // *Эволюционный морфология беспозвоночных животных*. Л., 1976. С. 7–8.

Бунур Л. Линия половых клеток у бесхвостых амфибий (Амита) // *Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных*. Л., 1968. С. 186–215.

Бэр К. История развития животных. М., 1950. Т. 1. 466 с.; Т. 2. 1955. 626 с.

Вагин В.Л. О дроблении у *Aschothoracida* Wagin (Crustacea, Entomostraca) и исходных типах дробления *Arthropoda* // *Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол.* 1949. № 113, вып. 20. С. 143–180.

Вавилов Ю.И. Некоторые наблюдения над эмбриональным развитием *Neomysis vulgaris* // *Труды СПб. О-ва естествоисп.* 1896. Т. 26, вып. 1. С. 1–176.

Васильева Н.Э. Взаимоотношение желточной и кишечной энтодермы у амфибий // *Докл. АН СССР*. 1946. Т. 54, № 8. С. 747–749.

Верные Ж.М. Гистологическое исследование ранних стадий развития радужной форели (*Salmo gairdneri*) // *Онтогенез*. 1976. Т. 7. С. 35–46.

Воронов Д.А., Макаренко Е.П., Назлов Л.П., Пантин В.В., Спиридонов С.Э. Изучение эмбрионального развития свободноживущей морской нематоды *Euphras brevis* методом маркировки бластомеров // *Докл. АН СССР* 1986. Т. 286, № 1. С. 201–205.

Воронцова М.Н. Строение статоциста и воспринимающей клетки личинки асцидии *Molgula sibipii* и возможное значение статоцистов личинок асцидий // *Тез. Всесоюз. конф. „Простые нервные системы и их значение для теории и практики“*. Казань, 1985. С. 37–39.

Воронцова М.Н., Малахов В.В. Строение фотолита личинки асцидии *Spemidocara filipinensis* // *Докл. АН СССР*. 1982. Т. 264, № 2. С. 507–509.

Воронцова М.Н., Малахов В.В. Анатомическое и ультраструктурное строение личинок асцидии *Spemidocara filipinensis* // *Зоол. журн.* 1984. Т. 63, вып. 7. С. 1036–1045.

Габзеев Н.С., Карпичева Л.А. Судьба бластоцеля и гонимия ранних стадий зародышей позвоночных // *Арх. анат., гист. и эмб.* 1987. Т. 92, № 4. С. 5–24.

Газарян К.Г., Белоусов Л.В. Биология индивидуального развития животных. М., 1983. 287 с.

Гексли Дж., де Бер Г. Экспериментальная эмбриология. М.; Л., 1936. 467 с.

Гертинг О. Элементы эмбриологии человека и позвоночных животных. СПб., 1908. 502 с.

Гилтров М.С. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых // *Зоол. журн.* 1957. Т. 36, вып. 11. С. 1683–1697.

Гилтров М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М., 1970. 276 с.

Гинсбургская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., 1968. 411 с.

Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблема постэспермии. М., 1968. 358 с.

Гурсева М.А. О половом размножении байкальских губок // *Докл. АН СССР*. 1963. Т. 160, № 5. С. 1253–1254.

Гурсева М.А. „Сориты“ и оогенез у эндемичных губок Байкала // *Цитология*. 1972. Т. 14, № 1. С. 32–45.

Гурсева М.А. Эмбриональное развитие и зародышевые листки у губок // *Тр. Ленингр. о-ва естествоисп.* 1976. Т. 84, вып. 1. С. 10–25.

Гурсева М.А. Материалы к эмбриональному развитию *Neteilium tshimalicum* Fedov, 1979 (Pogonophora) // *Труды Зоол. ин-та АН СССР*. 1979. Т. 84. С. 63–72.

Гурсева М.А. Этантзморфизм в проблеме бескишечных турбеллярий (Turbellaria, Acoela) // *Докл. АН СССР*. 1985. Т. 281, № 2. С. 429–431.

Гурсева М.А. Особенности раннего дробления у *Oligobranchia mashkoi* и других *Atheconopneusta* // *Зоол. журн.* 1988. Т. 67, вып. 9. С. 1340–1348.

Гурсева М.А. Сравнительный анализ топологических свойств спирального и радиального дробления // *Проблемы сравнительной и эволюционной эмбриологии*. Л., 1991. С. 136–152. (Труды Ленингр. о-ва естествоисп.; Т. 89, вып. 1).

Гурсева М.А., Иванов А.В. О закладке целолической мезодермы у *Oligobranchia mashkoi* (Pogonophora) // *Зоол. журн.* 1986. Т. 65, вып. 5. С. 780–788.

Гурсева М.А., Мамкаев Ю.В. Морфологическая характеристика дробления у бескишечных турбеллярий (Acoela) // *Зоол. журн.* 1985. Т. 64, вып. 11. С. 1621–1631; вып. 12. С. 1783–1793.

Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria* // *Объекты биологии развития*. М., 1975. С. 442–461.

Давыдов К.Н. Курс эмбриологии беспозвоночных. СПб., 1914. 502 с.

(Давыдов К.Н.) Dawydoff C. Sur l'embryologie des Protozoaires // *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1928a. Т. 186. P. 531–533.

(Давыдов К.Н.) Dawydoff C. Traité d'embryologie Comparée des invertébrés. Paris, 1928b. 930 p.

(Давыдов К.Н.) Dawydoff C. Quelques veligers géants de Prosobranches // *Bull. biol. France et Belg.* 1940. Т. 74.

(Давыдов К.Н.) Dawydoff C. Formation de cavités coelomiques chez le tornaria du plancton mouches // *C. R. Acad. Sci. Paris*. 1944. Т. 218. P. 427–429.

Давыдов П.В., Шубравый О.И., Цетлин А.Б., Васецкий С.Г. Развитие личинок морских звезд при культивировании в аквариуме замкнутого цикла // *Биология моря*. 1989. № 2. С. 35–40.

Дарвин Ч. Происхождение видов. Собр. соч. СПб., 1898. Т. 1. 327 с.

(Давтов С.Ш., Кашенко С.Д.) Davtov S. Sh., Kashenko S. D. Hyaline sphere in the larvae of *Siphonurus japonicus* // *Invertebrate reproduction and development*. 1995.

(Давтов С.Ш., Незлин Л.П.) Davtov S. Sh., Nezhlin L. P. Nervous system of the tornaria larva (Hemichordata: Enteropneusta) // *Biol. Bull.*, 1992. Vol. 183. P. 463–475.

Десницкий А.Г. Клеточная дифференцировка и морфогенез у волчков // *Онтогенез*. 1980. Т. 11, № 4. С. 339–350.

Детлаф Т.А. Происхождение гипохордальной пластинки у бесхвостых амфибий // *Докл. АН СССР*. 1964а. Т. 52, № 2. С. 179–182.

Детлаф Т.А. Уточнение топографической карты презумптивных зачатков у Амита // *Докл. АН СССР*. 1946б. Т. 54, № 3. С. 277–280.

Детлаф Т.А. Эволюция строения эктоперча, хордомезодермы и их производных у Апанита // *Онтогенез*. 1982. Т. 13, № 5. С. 451–460.

Детлаф Т.А. Морфогенетические потенции и перспективное значение слоев эктодермы и хордомезодермы у зародышей Амита // *Журн. общ. биол.* 1983. Т. 44, № 2. С. 214–226.

Детлаф Т.А., Гинзбург А.С. Зародышевое развитие осетровых рыб. М., 1954. 213 с.

Добропольский А.А., Мухомелов Г.К. Развитие трематод // *Партеногенетические поколения трематод*. Л., 1983. С. 82–98. (Труды Ленингр. о-ва естествоисп.; Т. 82, вып. 4).

Догель В.А. Общая протистология. М., 1951. 601 с.

Догель В.А. Общая паразитология. Л., 1962. 464 с.

Догель В.А. Зоология беспозвоночных / Под ред. Ю.И. Полянского. 6-е изд. М., 1975. 560 с.

Дондуа А.К. Регенерация контроля над развитием в раннем онтогенезе многоклеточных животных // *Журн. общ. биол.* 1979. Т. 40, № 4. С. 530–543.

Дондуа А.К., Иден П.П., Иванова о цитотипическом и органоцитическом периодах испытаний временем // *Проблемы сравнительной и эволюционной эмбриологии*. Л., 1991. С. 62–75. (Труды Ленингр. о-ва естествоисп.; Т. 89, вып. 1).

Дорн А. Происхождение позвоночных и принцип смены функций. М.; Л., 1937. 195 с.

Доронию Ю. К., Цезанская М. Ю., Барышников В. А. Желточный синцитий зародышевой кисти рыб // Арх. анат., гист. и эмб. 1989. Т. 96, № 5. С. 74–82.

Дробышева Н. М. Исследования физиологической регенерации эпидермиса у полужабовидных *Neotriton humilis* с помощью метода тимидиновой автораднографии // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 167. С. 90–96.

Дроздов А. Л. О прототипе спермиев многоклеточных животных // Цитология. 1984. Т. 26, № 7. С. 759–766.

Дроздов А. Л., Святогор Г. П. Развитие центрифугированных яиц гигантской устрицы мактры китайской и хитона // Онтогенез. 1989. Т. 20, № 2. С. 135–140.

Дроздов А. Л., Исаева В. В., Подгорная О. И. Кортикальный цитоскелет оплодотворенных и неоплодотворенных яиц морского ежа // Цитология. 1987. Т. 29, № 3. С. 267–272.

Дроздовский Э. М. Об использовании особенностей эмбрионального развития в систематике нематод // Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений. М., 1967. С. 22–28.

Дроздовский Э. М. Характер строения и формирования пребластулы как показатель филогенетических взаимоотношений и таксономического положения различных групп нематод // Фитогельминтологические исследования. М., 1978. С. 14–32.

Дыбан А. П. Раннее развитие многоклеточных. Л., 1988. 228 с.

Ежиков И. И. Метаморфоз насекомых. М., 1929. 52 с.

Ежиков И. И. О типах развития многоклеточных из яйца // Сб. памяти акад. А. Н. Северцова. М.; Л., 1939. С. 261–280.

Ежиков И. И. Учение о рекапитуляции и его критика // Ф. Мюллер–Э. Геккель. Основной биогенетический закон. М.; Л., 1940. С. 7–42.

Елпатьевский В. С. Образование яйца и зародышевый путь сагитты. // Изв. о-ва любит. естеств., антроп. и этногр. 1914. Т. 1262. С. 1–48.

Жизкин Л. Н. Особенности дробления яйцеклеток у низших беспозвоночных // Природа. 1951. № 2. С. 70–73.

Жизкин Л. Н. Особенности развития и систематическое положение Priapulida // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1955. Т. 110. С. 129–139.

Заварзин А. А. Краткое руководство по эмбриологии человека и позвоночных животных. Л., 1935. 221 с.

Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.; Л., 1945. 290 с.

(Заленский В. В.) Salensky W. Neue Untersuchungen über die Entwicklung der Salpen // Mitt. wiss. Stat. Neapel. 1888. Bd 4, H. 3. S. 90–171, 327–402.

(Заленский В. В.) Salensky W. Morphologische Studien an Tunicaten // Morph. Jahrb. 1893. Bd 20, H. 1. S. 48–74; H. 4. S. 449–542.

(Заленский В. В.) Salensky W. Entwicklungsgeschichte der Nemertine im Inneren des Piliolum // Mém. Acad. Impér. Sci. St.-Petersbourg. 1912. Sér. 8, T. 30, N 10. S. 1–72.

(Заленский В. В.) Salensky W. Morphologische Studien an Würmern. Über die Entwicklungsgeschichte der Prosobranchius viviparus // Mém. Acad. Impér. Sci. St.-Petersbourg. 1914. Sér. 8, T. 33, H. 2. S. 1–39.

Заленский В. В. Бластомеры и калиммоциты в зародышах *Salpa fusiformis* // Изв. Импер. Акад. наук. 1916а. С. 1295–1321.

Заленский В. В. О сегментации яйца *Salpa fusiformis* // Изв. Импер. Акад. наук. 1916б. С. 305–326.

Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., 1949. 395 с.

Захваткин А. А. К вопросу о происхождении личинки Holometabola // Сб. науч. работ. М., 1953а. С. 195–203.

Захваткин А. А. Конспект курса „Общая эмбриология“ // Там же, 1953б. С. 379–416.

Захваткин Ю. А. Пронорфология яйца насекомых // Журн. общ. биол. 1969. Т. 31, № 4. С. 271–282.

Захваткин Ю. А. Проблема полярности яйца // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 1. С. 89–99.

Захваткин Ю. А. Эмбриология насекомых. М., 1975. 327 с.

Иванов А. В. Класс брюхоногих моллюсков (Gastropoda) // Руководство по зоологии / Под ред. В. А. Догеля и Л. А. Зенкевича. М.; Л., 1940. Т. II. С. 323–455.

Иванов А. В. Строение и развитие эндопаразитического брюхоногого моллюска *Parenterocheilus*. II. Организация личинки и метаморфоз // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1949. № 2. С. 109–131.

Иванов А. В. Немертинии // Большой практикум по зоологии беспозвоночных / Под ред. А. В. Иванова, Ю. И. Полянского и А. А. Стрелкова. М., 1958. Ч. I. С. 322–339.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л., 1968. 287 с.

Иванов А. В. Эмбриональное развитие губок (Porifera) и положение их в системе животного мира // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 5. С. 557–572.

Иванов А. В. Trichoplax adhaerens — фагоцителлообразное животное // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 8. С. 1117–1131.

(Иванов А. В.) Ivanov A. V. Embryonalentwicklung der Pogonophora und ihre systematische Stellung // Ztschr. syst. Zool. Evolutionsf. 1974. Sonderheft, 5. 10–44.

Иванов А. В. Наблюдения над эмбриональным развитием Pogonophora // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 7. С. 973–993.

Иванов А. В. Соотношение между Protostomia и Deuterostomia и система животного мира // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 8. С. 1125–1137.

Иванов А. В. Особенности спирального дробления Pogonophora // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 7. С. 973–982.

Иванов А. В. К вопросу о природе метамерии ленточных червей // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 84. С. 25–33.

Иванов А. В. Об эволюции зародышевых листков // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 5. С. 652–665.

(Иванов А. В.) Ivanov A. V. Analysis of the embryonic development of Pogonophora in connection with the problems of phylogenesis // Ztschr. zool. Syst. Evolutionsf. 1980. Bd 26. S. 161–185.

(Иванов А. В.) Ivanov A. V. On the systematic position of Vestimentifera // Zool. Jb., Syst. 1995.

Иванов А. В., Мамжаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria). Л., 1973. 221 с.

Иванов П. П. Регенераторные процессы у многощетинковых червей и отношение их к онтогенезу и морфологии аниелид. СПб., 1912. 239 с.

(Иванов П. П.) Iwanoff P. P. Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden // Ztschr. Morph. Okol. Tiere. 1928. Bd 10, H 1. S. 62–161.

(Иванов П. П.) Iwanoff P. P. Die embryonale Entwicklung von *Limulus m. uccatus* // Zool. Jb., Anat. 1933. Bd 56. S. 163–348.

Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.; Л., 1937. 809 с.

Иванов П. П. Эмбриональное развитие сколопендры в связи с эмбриологией и морфологией Tracheata // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940. С. 831–861.

Иванов П. П. Первичная и вторичная метамерия тела // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5, № 2. С. 61–95.

Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л., 1945. 351 с.

Иванова-Казас О. М. Особенности эмбрионального развития нереидов, связанные с паразитизмом // Успехи соврем. биол. 1948а. Т. 25, вып. 1. С. 123–142.

Иванова-Казас О. М. Кровь и соединительная ткань асидии *Dendrodoa grossularia* // Сб.: „Памяти академика Алексея Алексеевича Заварзина“. М.; Л., 1948б. С. 163–173.

Иванова-Казас О. М. Эмбриональное развитие *Anopheles maculipennis* // Изв. АН СССР, биол. 1949. № 2. С. 140–170.

Иванова-Казас О. М. Приспособление к паразитизму в эмбриональном развитии нереиды *Prestwichia aquatica* (Hymenoptera) // Зоол. журн. 1950. Т. 29, вып. 6. С. 530–544.

Иванова-Казас О. М. Постэмбриональное развитие *Prestwichia aquatica* (Hymenoptera) // Труды Ленингр. о-ва естествоисп. 1952. Т. 71, № 4. С. 165–213.

Иванова-Казас О. М. Вопросы эволюции эмбрионального развития перепончатокрылых // Труды Всесоюз. энтомол. о-ва 1954а. Т. 44. С. 301–335.

Иванова-Казас О. М. Ранние стадии развития *Aphidius fabarum* March. (Hymenoptera) // Докл. АН СССР. 1954б. Т. 98, № 1. С. 163–165.

Иванова-Казас О. М. О зависимости форм дробления от содержания в яйце желтка // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104, № 3. С. 494–496.

Иванова-Казас О. М. О роли эмбриональной оболочки в развитии нереидов их рода *Aphidius* // Проблемы современной эмбриологии. Л., 1956. С. 199–205.

Иванова-Казас О. М. Об архитектонике яйца у насекомых // Труды Ленингр. о-ва естествоисп. 1957. Т. 73, вып. 4. С. 32–37.

Иванова-Казас О. М. К вопросу о происхождении и эволюции спирального дробления // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1959. № 9. С. 56–67.

Иванова-Казас О. М. Развитие перепончатокрылых и морфологические закономерности эволюции // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1960а. № 9. С. 71–84.

Иванова-Казас О. М. Эмбриональное развитие *Angitia vestigialis* // Энтомол. обозрение. 1960б. Т. 39, вып. 2. С. 284–295.

Иванова-Казас О. М. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л., 1961. 266 с.

Иванова-Казас О. М. Адаптации к гемоселлоному живорождению у педогенетических двукрылых // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1964а. № 3. С. 41–54; № 21. С. 12–27.

Иванова-Казас О. М. Формы полиэмбрионии у животных // Зоол. журн. 1964б. Т. 43, вып. 5. С. 641–646.

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение асидии *Distaplia unigermis*. I. Почкование зародыша // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1965. № 15. С. 44–59.

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение асидии *Distaplia unigermis*. II. Почкование из стадиях метаморфоза // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1966. № 3. С. 45–58.

Иванова-Казас О. М. Рецензия на книгу Г. А. Шмидта „Типы эмбриогенеза и их адаптивное значение“ // Арх. анат., гист. и эмб. 1969. Т. 57, № 7. С. 109–115.

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение *Tunicata*, его происхождение и эволюция // Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация. 1972. С. 267–311. (Труды Ленингр. о-ва естествоисп.; Т. 78, вып. 4).

Иванова-Казас О. М. К вопросу о соотношении морфологических осей у *Spiralia* // Зоол. журн. 1974а. Т. 53, вып. 1. С. 5–19.

Иванова-Казас О. М. Следы первичной метамерии в онтогенезе асцидий // Морфогенетические процессы при различных типах размножения и в ходе регуляций. Л., 1974б. С. 20–49.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск, 1975. 372 с.

Иванова-Казас О. М. Анализ раннего развития *Crustacea* // Биология моря. 1977а. № 1. С. 1–12.

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных. Л., 1977б. 240 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М., 1978. 166 с.

Иванова-Казас О. М. Анализ дробления нематод и гастротрих // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 12. С. 1765–1777.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполюска. М., 1981а. 207 с.

Иванова-Казас О. М. Филогенетическое значение спирального дробления // Биология моря. 1981б. № 5. С. 3–14.

Иванова-Казас О. М. Становление билатеральной симметрии в онтогенезе // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л., 1983. С. 90–110. (Труды Зоол. ин-та АН СССР; Т. 109).

Иванова-Казас О. М. К вопросу о происхождении хордовых // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 4. С. 485–499.

Иванова-Казас О. М. Происхождение и филогенетическое значение трохофорных личинок. 2. Эволюционное значение личинок целомических червей и моллюсков // Зоол. журн. 1985а. Т. 64, вып. 5. С. 650–660.

Иванова-Казас О. М. Происхождение и филогенетическое значение трохофорных личинок. 3. Личинки плоских червей и немертин // Зоол. журн. 1985б. Т. 64, вып. 12. С. 1765–1776.

Иванова-Казас О. М. Происхождение и эволюционное значение трохофорных личинок. 4. Личинки *Capitosa*. Общие соображения // Зоол. журн. 1986а. Т. 65, вып. 2. С. 165–174.

Иванова-Казас О. М. Анализ личиночного развития *Tentaculata* // Зоол. журн. 1986б. Т. 65, вып. 5. С. 757–770.

Иванова-Казас О. М. Происхождение, эволюция и филогенетическое значение ресничных личинок // Зоол. журн. 1987а. Т. 66, вып. 3. С. 325–338.

Иванова-Казас О. М. Типы индивидуального развития *Metazoa* и их эволюция // Журн. общ. биол. 1987б. Т. 48, № 5. С. 582–588.

Иванова-Казас О. М. Дориваты целома у *Tunicata* в связи с проблемой эволюции низших хордовых // Зоол. журн. 1988а. Т. 67, вып. 1. С. 5–16.

Иванова-Казас О. М. Морфологическая полярность в филогенезе и онтогенезе *Tunicata* // Биология моря. 1988б. № 4. С. 3–16.

Иванова-Казас О. М. Современное состояние проблемы происхождения хордовых // Биология моря. 1989. № 4. С. 3–17.

Иванова-Казас О. М. Анализ личиночного развития низших *Douletostomia* // Онтогенез. 1992. № 2. С. 100–108.

Иванова-Казас О. М. Очерки по филогении низших хордовых. Л., 1995. (Труды С.-Петерб. о-ва естествоисп.; Т. 84, вып. 4).

Иванова-Казас О. М., Иванов А. В. О происхождении *Metazoa* и их онтогенеза // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1967. Т. 44. С. 5–25.

Иванова-Казас О. М., Иванова Н. А. Метаморфоз пилильщика *Pontania carpeae* // Энтомологическое обозрение. 1964. Т. 43, вып. 2. С. 309–326.

Иванова-Казас О. М., Кнорре А. Г. Теория зародышевых листков, ее современное состояние и значение для биологии и медицины // Арх. анат., гист. и эмбр. 1966. Т. 50, № 3. С. 3–19.

Иванова-Казас О. М., Кричинская Е. Б. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. Л., 1988. 350 с.

Игнатова У. М. Экспериментально-эмбриологические исследования первичной дифференцировки у хордовых животных // Итоги науки. Сер. биол. Эмбриология. М., 1967. С. 5–62.

Иоффе В. И. Сравнительно-эмбриологический анализ развития первичнополостных червей // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 84. С. 39–62.

Исаева В. В. Клетки в морфогенезе. М., 1994. 223 с.

Исаева В. В. О морфогенетической роли кортикального цитоскелета и плазматической мембраны яйцеклетки // Цитология. 1984. Т. 26, № 1. С. 5–13.

Исаева В. В., Преснов Е. В. Стабилизация после оплодотворения и поддержания в ходе дробления экспериментального изменения формы яйцеклеток морского ежа // Цитология. 1983. Т. 25, № 2. С. 200–203.

Исаева В. В., Преснов Е. В. Топологическое строение морфогенетических полей. М., 1990. 256 с.

Казас О. М. Организация личинки и метаморфоз асцидии *Dendrodoa grossulana* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940. С. 862–883.

(Каналов И. И.) Kanajew I. Zur Frage der Bedeutung der intersitischen Zellen bei *Hydra* // Roux' Arch. Entw.-mech. 1930. Bd 122, H. 4. С. 736–759.

Каналов И. И. Очерки по истории сравнительной анатомии до Дарвина. М.; Л., 1963. 300 с.

Касьянов В. Л. Репродуктивная стратегия и репродуктивные циклы двусторчатых моллюсков и иглокожих Японского моря // Генетика и размножение морских животных. Владивосток. 1981. С. 166–171.

Касьянов В. Л. Личинки морских двусторчатых моллюсков и иглокожих как пелагические организмы // Гидробиол. ж. 1986. Т. 22, № 6. С. 60–65.

Касьянов В. Л. „Установка развития“ по П. П. Иванову и репродуктивная стратегия // Труды Ленингр. о-ва естествоисп. 1991. Т. 89, вып. 1. С. 76–83.

Касьянов В. Л., Крючкова Г. А., Куликова В. А., Мельникова Л. А. Личинки морских двусторчатых моллюсков и иглокожих. М., 1983. 215 с.

Клауфман З. С. Постэмбриональный период развития некоторых звезд Белого моря // Докл. АН СССР. Сер. биол. 1968. Т. 181. С. 1009–1012.

Клауфман З. С. О жизненных циклах так называемых метagenетических кишечных и кишечнополостных. Л., 1988. С. 80–85.

Клауфман З. С. Очерк эволюции кишечнополостных. Петрозаводск, 1990. 155 с.

Куршнев Я. Л. Общая энтомология. М., 1972. 382 с.

Киселева М. И. Пелагические личинки многощетинковых червей Черного моря // Труды Севаст. биол. ст. 1957. Т. 9. С. 58–112.

Кнорре А. Г. Процесс возникновения энтодермы у птиц и его отношение к гастрюляции // Успехи соврем. биол. 1941. Т. 14, вып. 2. С. 319–323.

Кнорре А. Г. Современное состояние знаний о ранних стадиях нормального эмбрионального развития человека // Арх. анат., гист. и эмбр. 1969. Т. 57, № 8. С. 3–22.

Кнорре А. Г. Эмбриональный гистогенез. Л., 1971. 432 с.

Кнорре А. Г. Гастрюляция. Ее изменения в ходе эволюции многоклеточных животных // Итоги науки и техники. Морфология человека и животных. 1980а. Т. 9. С. 33–48.

Кнорре А. Г. Теория зародышевых листков в свете данных современной эмбриологии // Тем же. 1980б. С. 49–68.

Кнорре А. Г. Проблема происхождения выстилки передней кишки и природа пре-эмбриональной пластинки // Там же. 1980в. С. 69–79.

(Ковалевский А. О.) Kowalevsky A. Entwicklungsgeichte der einfachen Ascidien // Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. 1866. Sér. 7, T. 10. S. 1–16. (См.: Избранные работы. М.; Л., 1951. С. 41–67).

(Ковалевский А. О.) Kowalevsky A. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden // Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. 1871a. Sér. 7, T. 16. S. 1–70. (См.: Избранные работы. М.; Л., 1951. С. 123–266).

(Ковалевский А. О.) Kowalevsky A. Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien // Arch. mikr. Anat. 1871b. Bd 7. S. 101–130. (См.: Избранные работы. М.; Л., 1951. С. 79–111).

Ковалевский А. О. Наблюдения над развитием *Brachyopoda* // Изв. о-ва любит. естеств., энтопол. и этногр. 1874а. Т. 14. С. 1–40.

(Ковалевский А. О.) Kowalevsky A. Ueber die Knospung der Ascidien // Arch. mikr. Anat. 1874б. Bd 10. S. 441–470.

(Ковалевский А. О.) Kowalevsky A. Études sur l'embryogénie du dentale // Ann. Mus. hist. nat. Marseille. 1883. T. 1, N 5, P. 5–37.

(Ковалевский А. О.) Kowalevsky A. Zur embryonalen Entwicklung der Musciden // Biol. Zbl. 1886. Bd 6, N 2. S. 49–54.

(Ковалевский А. О.) Kowalevsky A. Beiträge zur Kenntnis der bechembrionalen Entwicklung der Musciden // Ztschr. wiss. Zool. 1887. Bd 45. S. 542–595.

Кольцов Н. К. Генетика и физиология развития // Биол. журн. 1934. Т. 3, № 2. С. 420–456.

Конописцева Л. А. Развитие двойных личинок у асцидии *Diplosoma heterantrum* // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 5. С. 712–726.

Константинова М. И. Движение личинок полихет // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188. № 4. С. 942–945.

Короткова Г. П. Морфогенетические регуляторы, их эволюция и классификация // Труды Ленингр. о-ва естествоисп. 1972. Т. 78, вып. 4. С. 43–73.

Короткова Г. П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л., 1979. 256 с.

Короткова Г. П. Общая характеристика организации губок // Морфогенез у губок. Л., 1981. С. 5–51. (Труды ВИНТИ ЛГУ; № 33).

Короткова Г. П. Самообразие организации и типов развития губок. Губки и Кишечники. Л., 1988. С. 34–46.

Короткова Г. П. Принципы целостности и эволюция онтогенеза // Современная эволюционная морфология. Киев, 1991. С. 118–129.

Короткова Г. П., Ересковской А. В. Особенности дробления яиц беломорской губки *Halsarca dujardina* // Вестник ЛГУ. 1984. № 21. С. 35–42.

- Красовская О. В. Ранние стадии развития ийфа кролика *in vitro* // Арх. анат., гист. и эмб. 1934. Т. 13, № 2. С. 327–426.
- Крючкова Г. А. Образование амниотической полости и развитие дефинитивного скелета у плоских морских ежей // Биология моря. 1979. № 3. С. 50–56.
- Крючкова Г. А. Краткий определитель личинок морских ежей, офиур и голотурий залива Петра Великого Японского моря // Ин-т Биологии моря, Дальневосточный научный центр АН СССР. 1987. № 22. С. 1–56.
- Лебедевский Я. Н. Наблюдения над развитым немертии // Зап. Новорос. о-ва естествоисп. 1898. Т. 22. С. 1–124.
- Липанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М., 1955. 400 с.
- Липанов Н. А. Форониды, мшанки и брахиоподы // Труды Казан. о-ва естествоисп. 1963. Т. 123, кн. 11. С. 55–81.
- Липанов Н. Г. История эмбрионального развития *Polydesmus abchalcus* // Зап. Новорос. о-ва естествоисп. 1912. Т. 38. С. 57–303.
- (Липин А.) Lipin A. Morphologie und Biologie von *Polypodium* // Zool. Jb., Anat. 1911. Bd 31. S. 317–426.
- Мадрицанов М. Эмбриональное развитие энтомопатогенной нематоды *Necaplectana agnata* (Rhabditida, Steinernematidae) // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 4. С. 500–506.
- Мадрицанов М. Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых энтомопатогенных, сапробиотических и растительноядных нематод // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 19 с.
- Малахов В. В. О дроблении нематод и гастротрих как производном от однолучевого спирального дробления // Вестник МГУ. 1975. № 2. С. 14–17.
- Малахов В. В. Распространение соло-дробления (однолучевого дробления) у беспозвоночных // Журн. общ. биол. 1976а. Т. 37, № 3. С. 387–402.
- Малахов В. В. Некоторые стадии эмбрионального развития замковой брахиоподы *Spisnatocentrum sakhalinensis* Parvum и проблема эволюции способа закладки целомической мезодермы // Зоол. журн. 1976б. Т. 55, вып. 1. С. 66–75.
- Малахов В. В. Проблемы основного плана строения в различных группах вторичноротых // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, вып. 4. С. 485–499.
- Малахов В. В. Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. 1982. Т. 5. С. 12–19.
- Малахов В. В. Строение личинок замковой брахиоподы *Spisnatocentrum sakhalinensis* Parvum // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 109. С. 147–155.
- Малахов В. В. Новые данные по эмбриональному развитию свободноживущей морской нематоды *Euphorus demandi* (Euphoridae, Euphoridae) // Зоол. журн. 1986а. Т. 65, вып. 2. С. 175–182.
- Малахов В. В. Нематоды. М., 1986б. 214 с.
- Малахов В. В. Описание развития *Ascoroparia discreta* (Coloviales, Barentsidae) и обсуждение положения Камптозоа в системе животного царства // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 10. С. 20–30.
- Малахов В. В. Проблема построения общей системы многоклеточных // Современная эволюционная эмбриология. Кнез, 1991. С. 195–213.
- Малахов В. В., Акимовская М. И. Эмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Euphorus brevis* // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 12. С. 1788–1799.
- Малахов В. В., Медведева Л. А. К вопросу об эволюции личиночных форм у двусторчатых моллюсков // Моллюски: Систематика, экология и закономерности распространения: Автореф. докл. на 7-м Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Л., 1983. С. 14–15.
- Малахов В. В., Медведева Л. А. Значение особенностей эмбрионального развития для построения системы двусторчатых моллюсков // Моллюски: Результаты и перспективы их исследования: Автореф. докл. на 8-м Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Л., 1987. С. 59–60.
- Малахов В. В., Спиридонов С. Э. Эмбриональное развитие *Eustronngylides excisus* (Nematoda, Diostrophitidae) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 113–117.
- Малахов В. В., Спиридонов С. Э. Эмбриональное развитие *Gordius* sp. из Туркмении с обсуждением положения волосатиков в системе животного царства // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 9. С. 1285–1296.
- Малахов В. В., Черкасова Н. В. Метаморфоз голотурии *Stichopus japonicus* (Aspidochirola, Stichopidae) // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 4. С. 55–57.
- Мамышев С. И. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М., 1959.
- Мамышев Ю. В. Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий // Труды ЗИН АН СССР. 1967. Т. 44. С. 26–108.
- Мамышев Ю. В. Энтодерма и эктодерма как эмбриональные трофические комплексы // Проблемы сравнительной и эволюционной эмбриологии. Л., 1991. С. 51–62. (Труды Ленингр. о-ва естествоисп.; Т. 89, вып. 1).
- Марфеион Н. Н. Феномен колоничности. М., 1993. 236 с.
- Матковский А. А. Роль функции в развитии морфологических структур у позвоночных // Успехи соврем. биол. 1935. Т. 4, № 3.
- Медведева Л. А., Малахов В. В. Эмбриональное развитие двусторчатого моллюска *Macula chinensis* // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 8. С. 1162–1169.
- Мейер Э. А. Исследования над развитием кольчатых червей // Труды Казан. о-ва естествоисп. 1898. Т. 31, вып. 4. С. 1–356.
- Мельников О. А. О первичной гомеоморфности сегментов тела у *Articulata* // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 5. С. 597–612.
- Мельников О. А. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела у *Arthropoda* в связи с проморфологией и морфологической эволюцией этих животных // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 6. С. 858–873.
- (Мечников И. И.) Metchnikoff E. Über die Metamorphose einiger Seethiere // Ztschr. wiss. Zool. 1871. Bd 21. S. 233–251. (См.: Акад. собр. соч. 1953. Т. 2. С. 387–400).
- (Мечников И. И.) Metchnikoff E. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren // Ztschr. wiss. Zool. 1874. Bd 24. S. 15–83. (См.: Там же. С. 425–473).
- (Мечников И. И.) Metchnikoff E. Embryologische Studien an Medusen. Wien, 1886. 159 S. (См.: Акад. собр. соч. М., 1955. Т. 3. С. 172–294).
- Мещеряков В. Н., Белоусов Л. В. Изменение пространственной организации раннего дробления моллюсков *Lymnaea stagnalis* и *Physa fontinalis* при действии трипсина // Онтогенез. 1973. Т. 4, № 4. С. 359–372.
- Мещеряков В. Н., Белоусов Л. В. Пространственная организация дробления // Итоги науки и техники. Сер. „Морфология человека и животных“. 1978. Т. 8. С. 1–180.
- Миничев Ю. С. Зародышевые листки низших беспозвоночных // Проблемы сравнительной и эволюционной эмбриологии. Л., 1991. С. 123–126. (Труды Ленингр. о-ва естествоисп.; Т. 89, вып. 1).
- Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. Проблема торсионного процесса и проморфологические перестройки у личинок трохофорных животных // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 10. С. 1437–1449.
- Михайлов А. Т. Эмбриональные индукторы. М., 1988. 216 с.
- Морин И. М. Наблюдения над развитием пауков // Зап. Новорос. о-ва естествоисп. 1888. Т. 13, вып. 2. С. 93–204.
- Мюллер Ф.—Геккель Э. Основной биогенетический закон. Избранные работы. М.; Л., 1940. 291 с.
- Мясоедов С. В. Явления размножения и пола в органическом мире. Томск, 1935. 500 с.
- Наумов Д. В. Общие вопросы метазенеза в связи с установлением первичного поколения у метазенетических гидрозоев // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Т. 13. С. 70–90.
- Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы. М.; Л., 1960. 585 с.
- Наумов Н. П., Карташев Н. Н. Зоология позвоночных. Т. 1. М., 1979. 333 с.
- Незлин Л. П. Развитие моноамнергических элементов нервной системы у активотрохи // Журн. зоол. биохимии и физиол. 1988. Т. 24, № 1. С. 76–80.
- Незлин Л. П., Даутов С. Ш., Малахов В. В. Топография катехоламинсодержащих нейронов в личиночном развитии морских звезд // Докл. АН СССР. 1984. Т. 278, № 4. С. 983–985.
- Нидхэм Дж. История эмбриологии. М., 1947. 342 с.
- Ньюхолл Р. Проблемы происхождения первичных половых клеток у хвостатых амфибий (*Urodela*) // Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., 1968. С. 177–185.
- Осипов М. Ф. Развитие нервной системы в онтогенезе *Phyllodoce* (Polychaeta, Phyllodocidae) // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 987–997.
- (Остроумов А. А.) Ostroumoff A. Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Bryozoen // Mitt. Zool. Stat. Nespol. 1886–1887. Mongr. 8. S. 177–190.
- Остроумова Т. В., Белоусов Л. В. Детерминация морфологической полярности в эмбриогенезе гидроидных полипов // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 3. С. 323–331.
- Павлов Л. А. Лососевые. М., 1989. 214 с.
- (Павловский Е. Н.) Pawlovsky E. Zur Morphologie der weiblichen Genitalapparat und Embryologie der Scapione // Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР. 1925. С. 135–205.
- Пастельс Ж. Линия половых клеток у рептилий и некоторых групп беспозвоночных. Л., 1968. Витис половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., 1968. С. 241–254.
- Педашенко Л. Л. Эмбриональное развитие и метаморфоз *Lernaea branchialis* // Труды Ник. СПб. о-ва естествоисп. 1898. Т. 26, вып. 4. С. 1–307.
- (Переяславцева С. М., Российская М. А.) Pereyaslawtseva S. M., Rossijskaya M. A. Etudes sur le developpement des Amphipodes // Bull. Soc. Impér. Natur. Moscou. N. S. 1889. T. 2. P. 185–219, 561–581, 582–597.
- Пожидаев В. А. Морфогенетические процессы во время дробления яйца у крыс в связи с цитоплазматической дифференциацией яйцеклетки в период оогенеза // Арх. анат., гист. и эмб. 1963. Т. 48, № 4. С. 26–35.
- Полтева Л. Г., Айзенштадт Т. Б. Дифференциация клеток в эмбриогенезе *Obelia* // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л., 1980. С. 86–91.

- Преснов Е. В., Исасва В. В. Перестройки топологии при морфогенезе. М., 1985. 191 с.
- Пучкова Л. В. Паравальные и постларвальные сегменты головы насекомых // Вестник зоологии. 1972. Т. 4. С. 52–58.
- Рагозина М. Н. Развитие зародыша домашней курицы. М., 1961. 167 с.
- Раевский И. С. Заметки о *Polygodius* и ловеновской личинки // Изв. О-ва любит. естеств., антроп. и этногр. 1872. Т. 10. С. 88–96.
- Райков Б. Е. О жизни и научной деятельности К. М. Бэра // Приложение к кн.: К. М. Бэр. История развития животных. Т. 1. 1950. С. 383–438.
- Райкова Е. В. Ранние паразитические стадии цикла развития *Polypodium hydriforme* Ussov (*Coccolenterata*) // Докл. АН СССР. 1964. Т. 154, № 3. С. 742–745.
- Райкова Е. В. Приспособление *Polypodium hydriforme* Ussov к питанию на личиночной стадии развития // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л., 1980. С. 92–95.
- Райкова Е. В. Цитологические парадоксы в цикле развития кишечнополостного *Polypodium hydriforme* — внутриклеточного паразита из осетровых рыб // Цитология. 1985. Т. 27. С. 391–401.
- (Райкова Е. В.) Rajkova E. V. Peculiarities of the embryonic development of *Polypodium hydriforme* Ussov (*Coccolenterata*) a parasite of acipenserid oocytes // Gegenbaurs morphol. Jb., Leipzig, 1987. Bd 133, H. 1, S. 99–121.
- Расс Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб // Зоол. журн. 1946. Т. 25, вып. 2. С. 137–147.
- (Репяхов В. М.) Repachoff V. Zur Embryologie der *Tendra zostericola* // Zool. Anz. 1879. Bd 2, S. 67–69.
- Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, тени и эволюция. М., 1986. 402 с.
- Светлов П. Г. Ранние стадии развития *Rhynchelmis limosella* // Изв. Биол. НИИ Перм. ун-та. 1923. Т. 2. С. 141–152.
- Светлов П. Г. Эмбриональное развитие в сем. *Naididae* // Изв. Биол. НИИ Перм. ун-та. 1926. Т. 4. С. 359–372.
- Светлов П. Г. Исследования над развитием дождевых червей // Труды Особой зоол. лаб. и Севаст. биол. ст. АН СССР. Сер. 2. 1928. № 13. С. 95–329.
- Светлов П. Г. О первичной гетерогонности состава тела позвоночных // Арх. анат., гист. и эмбр. 1957. Т. 34, № 2. С. 3–22.
- Светлов П. Г. Субституции при образовании зародышевых листков // Труды Ин-та морфологии животных АН СССР. 1959. Вып. 27. С. 26–40.
- Светлов П. Г. О значении теории зародышевых листков в современной науке // Арх. анат., гист. и эмбр. 1963. Т. 44, № 4. С. 7–25.
- Светлов П. Г. Соотношения морфологических осей в онто- и филогенезе разных групп животных // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28, № 5. С. 567–578.
- Светлов П. Г. Предисловие к кн.: Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., 1968. С. 5–11.
- Светлов П. Г. Морфологические оси кольчатых червей и других животных // Вопросы эволюционной морфологии и биологии. Казань, 1970. С. 125–146.
- Светлов П. Г. Онтогенез как целенаправленный (телеономический) процесс // Арх. анат., гист. и эмбр. 1972. Т. 63, № 8. С. 5–16.
- Светлов П. Г., Быстров В. Д., Корсакова Г. Ф. К морфологии ранних стадий развития костистых рыб // Арх. анат., гист. и эмбр. 1962. Т. 42, № 1. С. 22–37.
- Свешников В. А. О типах личинок полихет // Докл. АН СССР. 1963. Т. 150, № 6. С. 1393–1396.
- Свешников В. А. Соотношение морфологических осей в онтогенезе аннелид // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33, № 1. С. 157–165.
- Свешников В. А. Морфология личинок полихет. М., 1978. 150 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 609 с.
- Септ Е. К. История развития нервной системы позвоночных. М., 1949. 422 с.
- Серапион И. Н. Природа и происхождение губок // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 14. С. 94–112.
- Сергеев А. М. Эволюция эмбриональных приспособлений раптилий. М., 1943. 203 с.
- Серебровский А. С. Некоторые проблемы органической эволюции. М., 1973. 168 с.
- Симон Д. Линия половых клеток и миграция гонцитов у птиц // Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., 1968. С. 216–240.
- Смирнов С. В. Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организма // Современная эволюционная морфология. Киев, 1991. С. 88–103.
- (Соколов И. И.) Sokolov I. Über eine neue *Ctenodonta* art und ihre Vermehrung // Ztschr. wiss. Zool. 1911. Bd 97, S. 547–603.
- Соколов И. И. Цитологические основы полового размножения животных // Руководство по цитологии. Т. 2. М.; Л., 1966. С. 390–460.
- Старобогатов Я. И. Эволюция пелагических личинок первичноротых и проблема основных компонентов тела // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 2. С. 149–160.
- Степаньянц С. Д. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Л., 1967. 216 с.
- Степаньянц С. Д. Происхождение *Cnidaria* и возможный путь эволюции *Hydrozoa* // Губки и книдарии. Л., 1988. С. 130–144.
- Субботин М. Я., Понский Н. В. Основные типы плацентарной трофики // Арх. анат., гист. и эмбр. 1978. Т. 75, № 10. С. 13–20.
- Татарников Л. П. Очерки по теории эволюции. М., 1987. 250 с.
- Тихомиров А. А. К истории развития гидроидов // Изв. О-ва любит. естеств., антроп. и этногр. 1887. Т. 50, вып. 2. С. 1–69.
- Токин В. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., 1959. 268 с.
- Токин В. П. Бессмертие (к 100-летию со дня смерти К. М. Бэра) // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1977. № 15. С. 148–154.
- Токин В. П. Общая эмбриология. М., 1987. 490 с.
- Тринкауз Дж. Роль перибласта в эпителии *Fundulus* // Онтогенез. 1971. Т. 2. С. 401–405.
- Трубицина Н. В. Формы постэмбрионального развития полжклад // Докл. РАН. 1995.
- Тыщенко В. П. Основы физиологии насекомых. Ч. 2. Л., 1977. 382 с.
- Фаусек В. А. Исследования над историей развития головоногих моллюсков // Труды Имт. СПб. О-ва естествоисп. 1897. Т. 28. С. 1–222.
- (Фаусек В. А.) Faussek V. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden // Mitt. Zool. St. Neapel. 1901. Monogr. 14. S. 89–237.
- Фаусек В. А. Биологические этюды. Живорождение и паразитизм. СПб., 1913.
- Фадотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., 1966. 404 с.
- Филатов Д. П. Механика развития как метод изучения некоторых вопросов эволюции // Журн. общ. биол. 1943. Т. 4, № 1.
- Хлопкин Н. Г. Общественно-биологические и экспериментальные основы гистологии. Л., 1946. 492 с.
- Чехановская О. В. Перенесение зачаткового материала в течение гаструляции у млекопитающих // Арх. анат., гист. и эмбр. 1941. Т. 26, № 1. С. 152–184.
- (Чупрова Е.) Tschuprow H. Ueber die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen // Zool. Anz. 1903. Bd 27. S. 29–34.
- Щаров А. Г. Развитие щетинохвосток (*Thysanura*, *Apterogota*) в связи с проблемой филогенеза насекомых // Труды Ин-та Морфологии животных АН СССР. 1953. Т. 8. С. 63–127.
- Щаров А. Г. Смена зачатков в эмбриональном развитии и ее связь с изменением условий существования // Журн. общ. биол. 1959. Т. 207, № 2. С. 85–93.
- Щаров А. Г. О двойственном характере метамерии *Articulata* // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26, № 5. С. 612–622.
- Шванвич Б. Н. О метаморфозе самого паразитического моллюска *Entocolax* // Докл. АН СССР. 1946. Т. 54, № 1. С. 93–96.
- Шелтама Р. С. Значение расселения личинок для эволюции морских донных видов // Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981. С. 130–145.
- Шилкевич В. М. Методика как эмбриологический принцип // Изв. Имт. Акад. наук. 1908. Сер. 6, т. 18. С. 997–1008.
- Шипилин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 1. С. 38–54.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М., 1947. 540 с.
- Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном и историческом развитии. М., 1964. 136 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1969. 493 с.
- Шмидт Г. А. Исследования по механике развития у асидий // Рус. зоол. журн. 1930. Т. 10, вып. 3. С. 5–16.
- Шмидт Г. А. Исследования по сравнительной эмбриологии немурти // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940. С. 884–905.
- Шмидт Г. А. Ранние стадии развития рыбных пиявок // В сб.: Памяти А. И. Северцова. М.; Л., 1941. Т. 2. С. 354–498.
- Шмидт Г. А. Эмбриология животных. Т. 1. М., 1951. 354 с.
- Шмидт Г. А. Эмбриология животных. Т. II. Частная эмбриология. М., 1953. 404 с.
- Шмидт Г. А. О различных эмбриональных приспособлениях географических рас немурти *Lineus ruber* // Folia biologica. 1958. Vol. 6, P. 265–285.
- Шмидт Г. А. Ранний эмбриогенез коровы // Труды Ин-та морфол. животных АН СССР. 1960. Вып. 30. С. 5–100.
- Шмидт Г. А. Изменение экологических отношений у взрослых особей и эволюция эмбриогенеза (на примере *Lineus desori* и *Lineus ruber*) // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 2. С. 162–193.
- (Шмидт Г. А.) Schmidt G. A. Evolutionäre Ontogenese der Tiere. Berlin, 1966. 364 S.
- Шмидт Г. А. Типы эмбриогенеза и на приспособительное значение. М., 1968. 231 с.
- Шмидт Г. А. При приспособительной эволюции эмбриогенеза и взрослых особей плацентарных // Арх. анат., гист. и эмбр. 1976. Т. 70, № 5. С. 5–14.

Шмидт Г. А. Эмбриологический метод и определение родственных отношений отрядов плацентарных млекопитающих // Арх. анат., гист. и эмбр. 1977. Т. 73, № 9. С. 35-46.
Шулькина О. Б. Эмбриональное развитие медицинской пиявки // Труды Ин-та морфологии животных АН СССР. 1953. Т. 8. С. 216-254.

Aiyar R. G. An account of the development and breeding habits of a brackish water polychaete worm of the genus *Marphysa* // J. Linn. Soc. London. 1931. Vol. 37. P. 387-403.
Åkesson B. The embryology of *Tomopteris helgolandica* (Polychaeta) // Acta Zool. 1962. Vol. 43. P. 135-199.
Åkesson B. The embryology of the polychaete *Eunice cobensis* // Acta Zool. 1967a. Vol. 48. P. 141-192.
Åkesson B. On the nervous system of the *Lopadorhynchus* larva (Polychaeta) // Ark. Zool. 1967b. Bd 20, N 2. P. 55-78.
Åkesson B. On the biology and larval morphology of *Ophryotrocha puerilis* / *Ophelia*. 1967c. Vol. 4. P. 110-119.
Åkesson B., Melander Y. A preliminary report on the early development of the polychaete *Tomopteris helgolandica* // Ark. Zool. 1968. Bd 20. S. 141-146.
Allea B. M. The endocrine control of amphibian metamorphosis // Biol. Bull. 1938. Vol. 13. P. 1-19.
Allen M. J. Embryological development of the polychaete annelid, *Diopatra cuprea* // Biol. Bull. 1959. Vol. 116, N 3. P. 339-361.
Ancel P., Vintemberger P. Recherches sur le déterminisme de la symétrie bilatérale dans l'œuf des amphibiens // Bull. biol. France et Belg. 1940. Suppl. 31. P. 1-182.
Anderson D. T. The embryology of the polychaete *Scoloplos armiger* // Quart. J. Micro. Sci. 1959. Vol. 188, N 1. P. 89-166.
Anderson D. T. The embryology of *Dacus tryoni* (Frogg.) Diptera // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1962. Vol. 10, N 3. P. 248-292.
Anderson D. T. Embryonic and larval development and segment formation in *Ibla quadrivalvis* Cuv. (Cirrhipedia) // Austral. J. Zool. 1965. Vol. 13, N 1. P. 1-15.
Anderson D. T. The comparative early embryology of the Oligochaeta, Hirudinea and Onychophora // Proc. Linn. Soc. N. S. W. 1966. Vol. 91. P. 10-43.
Anderson D. T. On the embryology of the Cirripede crustaceans *Tetracita rosae* (Krauss), *Tetracita purpurascens* (Wood), *Chthamalus antennatus* (Darwin) and *Chamaesipho columna* (Spengler) and some considerations of Crustacean phylogenetic relationships // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1969. Vol. 256, N 806. P. 183-235.
Anderson D. T. Embryology and phylogeny in Annelids and Arthropods. Oxford etc. 1973. 495 p.
Anderson D. T. The embryonic and larval development of the turbellarian *Notoplana australis* // Austral. J. Mar. Freshwat. Res. 1977. Vol. 28, N 3. P. 303-310.
Anderson E., Huebner E. Development of the oocyte and its accessory cells of polychaete, *Diopatra cuprea* (Bosc) // J. Morphol. 1968. Vol. 126, N 2. P. 163-197.
Arnold J. M., Williams-Arnold L. D. The egg cortex problem as seen through the squid eye // Amer. Zool. 1976. Vol. 16, N 3. P. 421-446.
Arnold J. M., Diggelaar A. M. van den, Verdonk N. H. Spatial aspects of cell interactions involved in the determination of dorsoventral polarity cleaving gastropods // Roux Arch. 1983. Vol. 192, N 2. P. 75-85.
Atkins D. The cyphonautes larvae of the Plymouth area and the metamorphosis of Membranipora membranacea (L.) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1955a. Vol. 34, N 3. P. 441-449.
Atkins D. The ciliary banding mechanism of the cyphonautes larva // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1955b. Vol. 34, N 3. P. 451-466.
Ax P. Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien // Ergeb. Biol. 1961. Bd 24. S. 1-68.
Ax P. Relationship and phylogeny of the Turbellaria // The lower Metazoa / Ed. E. G. Dougherty. Berkeley; Los Angeles, 1963. P. 191-224.
Ax P. Das phylogenetische System. New York. 1984. 349 p.
Ax P., Ax R. Eine Chordamtestinalis bei Turbellarien // Akad. wiss. Lit., Mainz, Abh. math.-naturwiss. Kl. 1969. Bd 5. S. 135-158.
Ax P., Dörjes J. Oligochoerus linnophilus nov. spec., ein kaspisches Fauoenclement als erster Süsswasservertreter der Turbellaria Acoela // Intern. Rev. Gesam. Hydrobiol. 1966. Bd 51, H. 1. S. 15-44.
Baba K. The later development of a solenogastre, *Epimoma verrucosa* (Nierstrasz) // J. Dep. Agr. Kyusyu Univ. 1938. Vol. 6. P. 21-40.
Baba K. The early development of a solenogastre, *Epimoma verrucosa* (Nierstrasz) // Ann. Zool. Jap. 1940. Vol. 19. P. 107-113.
Bachop W., Price J. W. Giant nuclei formation in the yolk sac syncytium of the muskellunge, a bony fish // J. Morphol. 1971. Vol. 135, N 2. P. 239-246.
Baer K. E. Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg, 1828. Th. 1. 271 S.; 1837. Th. 2. 315 S.
Bakke T. The early embryos of *Siboglumma fardicum* Webb (Pogonophora) reared in the laboratory // Sarsia. 1976. Vol. 60. P. 1-11.
Baldass F. Entwicklung von *Holopodium gibberum* // Zool. Jb., Anat. 1937. Bd 63. S. 399-454.

Baldass F. Die Entwicklung von *Daphnia pulex* // Zool. Jb., Anat. 1941. Bd 67. S. 1-60.
Ballour F. M. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd 2. Jena, 1881. 740 S.
Bulman B. J. An introduction to embryology. Philadelphia; London, 1965. 673 p.
Ball S. C. The development of Neorhabdocoela Dalyellioida *Paravortex gemellipara* // J. Morphol. 1916. Vol. 27. P. 453-558.
Ballard W. W. Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* // J. Exp. Zool. 1973a. Vol. 184, N 1. P. 27-48.
Ballard W. W. A new fate map for *Salmo gairdneri* // J. Exp. Zool. 1973b. Vol. 184, N 1. P. 43-73.
Ballard W. W. Morphogenetic movements and fate map of the Cypriniform teleost, *Catostomus commersoni* (Lacepede) // J. Exp. Zool. 1982. Vol. 219, N 3. P. 301-321.
Ballard W. W. Morphogenetic movements in embryos of holostean fish *Amia clava* // Amer. Zool. 1984. Vol. 24, N 3. P. 539-543.
Ballard W. W., Gursburg A. Morphogenetic movements in acipenserid embryos // J. Exp. Zool. 1980. Vol. 213, N 1. P. 69-116.
Baltzer F. Echiurida // Kükenthal-Krumbach's Handbuch der Zoologie. Berlin; Leipzig, 1931. Bd 2. Lf. 14-18. S. 62-168.
Bandel K. Stages in the ontogeny and a model of the evolution of bivalves (Mollusca) // Paläontol. Ztschr. 1988. Bd 62, H. 3/4. S. 217-254.
Barker M. F. Structure of the organs of attachment of brachiolaria larvae of *Stichaster australis* (Verrill) and *Coscinasterias calamaria* (Gray) (Echinodermata: Asteroidea) // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1978. Vol. 33. P. 1-36.
Barnes S. N. Fine structure of the photoreceptor of the ascidian tadpole during development // Cell Tiss. Res. 1974. Vol. 155. P. 27-45.
Barrois J. Memoire sur l'embryologie des Némertes // Ann. Sci. Nat., Zool. 1877. T. 6. P. 1-232.
Barrois J. Développement des Echinodermes // Ann. Sci. Nat., Zool. 1924. T. 7, N 5-6. P. 337-436.
Bateson W. Early stages in the development of *Balanoglossus* // Quart. J. Micro. Sci. 1884. Vol. 24. P. 208-236.
Batham E. J. Description of female, male and larval forms of a tiny stalked barnacle, *Ibla idiotica* n. sp. // Trans. Roy. Soc. N. Z. 1946. Vol. 75, N 3. P. 347-356.
Bather F. A. The Echinodermata // E. Ray Lankester's Treatise on Zoology. London. 1980. Pt 3. 344 p.
Beer G. R. de. The evolution of Metazoa // Evolution as a progress / Ed. by J. Huxley, A. C. Hardy. London, 1954. P. 24-34.
Bellairs R., Griffiths J., Bellairs A. Placentation in the adder *Vipera berus* // Nature. 1955. Vol. 176. P. 657-658.
Benesch R. Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* // Zool. Jb., Anat. 1969. Bd 86. S. 307-458.
Berg S. B. Die Entwicklung und Kolonenbildung bei *Funiculina quadrangularis* (Pallas) // Zool. bidr. Uppsala. 1941. Bd 20. S. 1-100.
Bergh R. S. Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen // Zool. Jb., Anat. 1891. Bd 4. S. 697-783.
Berlese A. Intorno alle metamorfosi negli insetti // Redia. 1913. T. 9. P. 121-136.
Berrill N. J. Studies in Tunicate development. II. Abbreviation of development in the Molgulidae // Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. 1931. Vol. 219. P. 281-346.
Berrill N. J. The tunicate // London Ray. Soc. 1950a. N 133. 354 p.
Berrill N. J. Budding and development in *Salpe* // J. Morphol. 1950b. Vol. 87, N 3. P. 551-605.
Berrill N. J. Regeneration and budding in worms // Biol. Rev. 1952. Vol. 27. P. 401-438.
Berrill N. J. The origin of vertebrates. Oxford, 1955. 257 p.
Bertin L. Viviparité des Téléostéens // Traité de Zoologie. / Ed. P.-P. Grassé. Paris. 1958a. T. 13, fasc. 2. P. 1791-1812.
Bertin L. Agnathes et poissons. Larves et métamorphoses // Traité de Zoologie. / Ed. P.-P. Grassé. Paris. 1958b. T. 13, fasc. 3. P. 1813-1833.
Betchaku T., Trinkaus J. P. Contact relations, surface activity and cortical microfilaments of marginal cells of the enveloping layer en of the yolk syncytial and yolk cytoplasmic layers of *Fundulus* before and during epiboly // J. Exp. Zool. 1970. Vol. 206, N 3. P. 381-426.
Betchaku T., Trinkaus J. P. Membrane internalization plays an important role in teleostean epiboly // J. Cell Biol. 1982. Vol. 95, N 2, pt. 2. P. 96a.
Betchaku T., Trinkaus J. P. Programmed anacytosis during epiboly of *Fundulus heteroclitus* // Amer. Zool. 1986. Vol. 26, N 1. P. 193-199.
Bigelow M. A. The early development of *Lepas* // Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. 1902. Vol. 46. P. 61-144.
Biggelaar J. A. M., van den. Significance of cellular interactions for the differentiation of the macromeres prior to the formation of the mesentoblast in Linnane stagnalis // Proc. Kon. ned. acad. wetensch. 1977. V. 80, N 1. P. 1-12.
Biggelaar J. A. M., van den. Cleavage pattern in embryos of *Haliotis tuberculata* (Archaeogastropoda) and Gastropoda phylogeny // J. Morphol. 1993. Vol. 216. P. 121-130.

Biggelaar J. A. M., van den, Guerrier P. Dorsoventral polarity and mesentoblast determination as concomitant results of cellular interactions in the mollusk *Patella vulgata* // *Develop. Biol.* 1979. Vol. 68, N 2, P. 462-471.

Bijtel J. H. Über die Entwicklung des Schwanzes bei Amphibien // *Arch. Entw.-mech.* 1931. Bd 125, S. 448-486.

Bijtel J. H. Die Mesodermbildungspotenzen der hinteren Medullarplattenbezirke bei *Amblystoma mexicanum* in Bezug auf die Schwanzbildung // *Arch. Entw.-mech.* 1936. Bd 134, S. 262-282.

Birkeland C., Chia F.-S., Strathmann R. R. Development, substratum selection, delay of metamorphosis and growth in the sea aster *Mediaster aequalis* // *Biol. Bull.* 1971. Vol. 141, P. 99-106.

Biggrove B. W., Burke R. D. Development of the nervous system of the pluteus larva of *Strongylocentrotus droebachiensis* // *Cell Tiss. Res.* 1987. Vol. 248, N 2, P. 335-349.

Blackburn D. G., Vitt L. J., Beuchat C. A. Eutherian-like reproductive specialization in a viviparous reptile // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1984. Vol. 81, N 15, P. 4860-4863.

Blair S. S. Interactions between mesoderm and ectoderm in segment formation in the embryo of a glossiphonid leech // *Develop. Biol.* 1962. Vol. 89, N 2, P. 389-396.

Blair S. S., Weisblat D. A. Ectodermal interactions during neurogenesis in the glossiphonid leech *Hemobdella triseriata* // *Develop. Biol.* 1982. Vol. 91, N 1, P. 64-72.

Blake J. A. The larval development of Polychaeta from the Northern California coast // *Ophelia.* 1975. Vol. 13, P. 43-61.

Blüthschli H. Die Frühentwicklung eines Centetes (*Hemicentetes semispinosus* Cuv.) // *Rev. Suisse Zool.* 1937. T. 44, N 14, P. 271-282.

Bocquet-Védrine J. Embryologie précoce de *Sacculina carcini* Thompson // *Zool. meded.* 1964. T. 39, P. 1-11.

Bodo F., Bouillon J. Étude histologique du développement embryonnaire de quelques Hydroméduses de Roscoff // *Cah. biol. mar.* 1968. T. 9, P. 69-104.

Bodily B. Sur l'origine des cellules régénératrices chez les annélides polychètes // *Arch. Zool. exp. gén.* 1969. T. 110, N 1, P. 125-144.

Boletzky S. A contribution to the study of yolk absorption in the Cephalopoda // *Ztschr. Morphol. Tiere.* 1975. Bd 80, N 3, S. 229-246.

Bonar D. B. Morphogenesis at metamorphosis in opisthebranch Molluscs // *Settlement and Metamorphosis of marine invertebrate larvae* / Ed. F.-S. Chia, M. E. Rice, Elsevier, 1978. P. 177-196.

Bone Q. The origin of chordates // *J. Linn. Soc. London.* 1960. Vol. 44, pt 2, P. 259-269.

Bonfig R. Die Determination der Hauptstrichtungen des Embryos von *Ascaris megalocephala* // *Ztschr. wiss. Zool.* 1925. Bd 124, S. 407-456.

Bonik K., Grasshoff M., Gutmann W. F. Die funktionelle Bedeutung der Metamerie in der Embryonalentwicklung der Gliedertiere // *Natur u. Museum.* 1978. Bd 108, H. 11, S. 334-344.

Bonik K., Grasshoff M., Gutmann W. F. Die Evolution der Zellteilung in dem frühen Embryonalstadium // *Natur u. Museum.* 1979a. Bd 109, S. 52-59.

Bonik K., Grasshoff M., Gutmann W. F. Die Evolution von Larven als Verbreitungsstadien bodenlebender Meerestiere // *Natur u. Museum.* 1979b. Bd 109, S. 70-79.

Borg F. Studies on recent cyclostomatous Bryozoa // *Zool. bidr. Uppsala.* 1926. Bd 10, S. 181-507.

Borojević R. Étude du développement et de la différenciation cellulaire d'éponges calcaires // *Ann. Embryol. et Morphogen.* 1969. T. 2, N 1, P. 15-36.

Borojević R. Différenciation cellulaire dans l'embryogenèse et la morphogenèse chez les Spongiaires // *The Biology of the Porifera* / Ed. W. G. Fry, London, 1970. P. 467-490.

Bosch I., Rivkin R., Alexander S. Asexual reproduction by oceanic planktotrophic echinoderm larvae // *Nature.* 1989. Vol. 337, N 6203, P. 169-170.

Boveri T. Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* // *Festschrift für Kupfer.* 1899. S. 383-430.

Boveri T. Die Polarität der Oocyte, Ei und Larve der *Strongylocentrotus lividus* // *Zool. Jb., Anat.* 1901. Bd 14, S. 630-651.

Boveri T. Die Potenzen der *Ascaris-Blastozooarea* bei abgeänderter Furchung // *Festschrift für R. Hertwig.* 1910. Bd 3, S. 131-214.

Boyd M. M. M. Die oviduct, foetal membranes and placentation in *Hoplostactes maculatus* Gray // *Proc. zool. Soc. London.* 1942. Ser. A, vol. 112, pt 3, 4, P. 65-104.

Boyer B. C. Regulative development in a spiralian embryo as shown by cell deletion experiments on the acoel *Chilida* // *J. Exp. Zool.* 1971. Vol. 176, N 1, P. 97-105.

Boyer B. C. Experimental evidence for the origins of determinative development in the polyclad turbellarians // *Hydrobiologia.* 1986. Vol. 132, P. 117-119.

Bracconnot J.-C. Contribution à l'étude des stades successifs dans le cycle de tuniciers pélagiques doliolides. II. Les stades phorozoïde et gonozoïde des doliolides // *Arch. Zool. exp. gén.* 1971. T. 112, 1. 1, P. 5-32.

Bracconnot J.-C. Sur réalité du cycle sexué chez le tunicier pélagique: *Doliolum nationalis* // *C. R. Acad. Sci.* 1974. D278, N 13, P. 1759-1760.

Braem F. Geschlechtliche Entwicklung der *Plumatella fungosa* // *Zoologica.* 1897. Bd 10, H. 23, P. 1-96.

Braem F. Geschlechtliche Entwicklung der *Fredericella sultana* // *Zoologica.* 1980. Bd 20, H. 52, S. 1-37.

Braendenburger J. L., Eakin R. M. Fine structure of ocelli in larvae of archiannelid, *Polyscedus cf. appendiculatus* // *Zoomorphology.* 1981. Vol. 99, N 1, P. 25-36.

Braendenburger J. L., Woolacott R. M., Eakin R. M. Fine structure of eyespots in tornaria larvae (phylum Hemichordata) // *Ztschr. Zellforsch.* 1973. V. 142, N 1, P. 89-102.

Brauer A. Entwicklungsgeschichte der Scorpions // *Ztschr. wiss. Zool.* 1894. Bd 57, S. 402-432; 1895. Bd 59, S. 351-435.

Brauer A. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen // *Zool. Jb., Anat.* 1897. Bd 10, H. 3, S. 383-475; 1899. Bd 12, H. 3, S. 477-508.

Bresslau E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien // *Ztschr. wiss. Zool.* 1904. Bd 67, S. 213-332.

Bresslau E. Entwicklung der Acoelen // *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.* 1909. Bd 19, S. 314-324.

Bresslau E. Turbellaria // *Kükenthal-Krumbach's Handbuch der Zoologie.* Berlin; Leipzig, 1928-1933. Bd 2, S. 52-320.

Bresslau E., Reisinger E. Allgemeine Einleitung zur Naturgeschichte der Plathelminthes // *Kükenthal-Krumbach's Handbuch der Zoologie.* Berlin; Leipzig, 1928-1933. Bd 2, S. 34-51.

Brewin B. L. The growth and development of a viviparous compound ascidian, *Hypsistosea fasmiana* // *Quart. J. micr. Sci.* 1956. Vol. 97, pt 3, P. 435-454.

Brien P. Contribution à l'étude de l'embryogenèse et de la blastogenèse des Salpes // *Rec. de l'Inst. zool. Torley-Ronsseau.* 1928. T. 2, f. 1, P. 1-116.

Brien P. Embranchement des tuniciers // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris, 1948. T. 11, P. 553-930.

Brien P. Étude sur les Phylactolémates // *Ann. Soc. roy. zool. Belg.* 1953. T. 84, N 2, P. 301-441.

Brien P. La reproduction asexuée. A. Tuniciers // *L'année biol.* 1958. 62 Année. Sér. 3, t. 34, f. 5-6, P. 241-262.

Brien P. Classe des Endoptocota ou Kamptozoaires // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris, 1959. T. 5, P. 927-1007.

Brien P. Classe des Bryozoaires // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris, 1960. T. 5, f. 2, P. 1053-1335.

Brien P. L'embryogenèse et la senescence de l'hydra d'eau douce // *Mem. Acad. Roy. Belg., Sci.* 1965. T. 36, P. 1-11.

Brien P. L'embryogenèse d'une éponge d'eau douce africaine: *Potamobius stendeli* (Jaffé) // *Acad. roy. Belg. Bull. Cl. Sci.* 1967a. Sér. 5, t. 53, P. 752-777.

Brien P. Les Éponges leur nature mésozoaire - leur gastrulation, leur état colonial // *Ann. Soc. roy. zool. Belg.* 1967b. T. 97, P. 197-235.

Brien P. Le Démospogon. Morphologie et reproduction // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris, 1973. T. 3, f. 1, P. 133-461.

Brien P., Moewis H. Contribution à l'étude de l'embryogenèse des Spongillidae // *Arch. biol.* 1938. T. 49, P. 177-250.

Brien P., Reniers-Decoen M. Étude d'*Hydra viridis* (Linnaeus) // *Ann. Soc. roy. zool. Belg.* 1951. T. 81, P. 33-108.

Brooks W. K. The life history of the hydromedusae // *Mem. Boston Soc. nat. Hist.* 1886. Vol. 3, P. 359-430.

Brooks W. K. The genus *Salpa* // *Mem. biol. Lab. J. Hopkins Univ.* 1893. T. 2, P. 1-370.

Brooks W. K., Ruttenhouse S. On *Turnipopsis nutricula* (Mc Crady) // *Proc. Boston. Soc. nat. Hist.* 1907. T. 33, P. 429-460.

Buchner P. Endosymbiosedstudien an Schildläusen. I. *Stictococcus sjoestedti* // *Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere.* 1954. Bd 43, H. 3, S. 262-312.

Buchner P. Endosymbiosedstudien an Schildläusen. VI. Die nicht in Symbiose lebende Gattung *Apionomorpha* und ihre ungewöhnliche Embryonalentwicklung. // *Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere.* 1957. Bd 46, H. 5, S. 482-528.

Budker P. Le viviparité chez les Séliachiens // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris, 1958. T. 13, f. 2, P. 1755-1790.

Burdon-Jones C. Development and biology of the larva of *Saccoglossus korsti* // *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* B, 1952. Vol. 236, P. 553-590.

Burke R. D. The structure of the larval nervous system of *Pisaster ochraceus* (Echinodermata: Asteroidea) // *J. Morphol.* 1983a. Vol. 178, N 1, P. 23-35.

Burke R. D. Development of the larval nervous system of the sand dollar, *Dendraster excentricus* // *Cell Tiss. Res.* 1983b. Vol. 229, N 1, P. 145-154.

Burke R. D. Neural control of metamorphosis in *Dendraster excentricus* // *Biol. bull.* 1983c. T. 164, N 2, P. 176-188.

Burke R. D. The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae: stimulus and response // *Can. J. Zool.* 1983d. Vol. 61, N 8, P. 1701-1719.

Burke R. D. Actin-mediated reaction of the larval epidermis during metamorphosis of the sand dollar, *Dendraster excentricus* // *Cell Tissue Res.* 1985. Vol. 239, N 3, P. 589-597.

- Bury H. Metamorphosis of Echinoderms // Quart. J. micr. Sci. 1895. Vol. 38. P. 45-137.
- Bütschli O. Bemerkungen zur Gastraea-Theorie // Morphol. Jb. 1884. Bd 9. S. 413-427.
- Cameron R. A., Hinegardner R. T. Early events in sea urchin metamorphosis // J. Morphol. 1978. Vol. 157, N 1. P. 21-31.
- Cantell C. E. Some developmental stages of the peculiar nemertean larva *pidium recurvatum* // Ark. Zool. 1966. Vol. 19. P. 143-147.
- Cantell C. E. The devouring of the larval tissues during the metamorphosis of *pidium* larvae (Nemertini) // Ark. Zool. 1967. Bd 18. S. 489-492.
- Cantell C. E. Morphology, development and biology of the *pidium* larvae (Nemertini) // Zool. bdr. Uppsala. 1969. Bd 8. S. 61-112.
- Cantell C. E., Franzén A., Sensesbaugh T. Ultrastructure of multiciliated collar cells in the *pidium* larva of *Lineus borealis* (Nemertini) // Zoomorphologie. 1982. Bd 101, H. 1. S. 1-15.
- Carré D. Étude du développement larvaire de deux Siphonophores: *Leptasterias conoidea* (Cyclophore) et *Forskalia edwardsi* (Physoneote) // Cah. biol. mar. 1967. T. 8, N 3. P. 233-251.
- Carré D. Étude histologique du développement de *Nanomia bijuga* // Cah. biol. mar. 1969. T. 10. P. 325-341.
- Carré D., Sardet Ch. Fertilisation and early development in *Baroë ovata* // Develop. Biol. 1984. Vol. 105. P. 188-195.
- Cather J. N. Cellular interactions in the regulation of development in annelids and molluscs // Adv. Morphogen. 1971. Vol. 9. P. 61-125.
- Cauillery M., Lavallée A. Recherches sur le cycle évolutif des Orthobectides // Bull. sci. France et Belg. 1922. T. 46. P. 159-171.
- Cavey M. J., Cloney R. A. Fine structure and differentiation of ascidian muscle. I. Differentiated caudal musculature of *Distaplia occidentalis* tadpoles // J. Morphol. 1972. Vol. 138, N 3. P. 349-374.
- Cavey M. J., Cloney R. A. Ultrastructure and differentiation of ascidian muscle. II. Caudal musculature of the larva of *Diplosoma macdonaldi* // Cell Tiss. Res. 1976. Vol. 174. P. 289-313.
- Cazaux C. Développement larvaire de *Glycera convoluta* // Vie et Milieu. Sci. A. 1967. T. 18, f. 3A. P. 559-572.
- Cazaux C. Étude morphologique du développement larvaire d'Annelides Polychètes // Arch. zool. exp. gén. 1968. T. 109, fasc. 3. P. 477-543; 1969. T. 110, f. 2. P. 145-202.
- Cazaux C. Développement larvaire d'Annelides Polychètes // Arch. zool. exp. gén. 1972. T. 113, fasc. 1. P. 71-108.
- Cazaux C. Reproduction et développement larvaire de *Phyllodoce laminosa* // Cah. Biol. mar. 1975. T. 16, N 4. P. 541-549.
- Corfontaine P. Recherches sur le développement de l'Amphioxus // Arch. Biol. 1906. T. 22. P. 229-418.
- Chamisso A. De animalibus quibusdam e classe vermium Lineacea in circumnavigatione terrarum... 1815-1818. 1819. F. 1. De Salpa. P. 1-24.
- Chia F.-Sh., Bickell L. R. Mechanism of larval attachment and the induction of settlement and metamorphosis in Coelenterates: a review // Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae / Ed. F.-Sh. Chia, M. E. Rice. Elsevier, 1978. P. 1-12.
- Chia F.-Sh., Buchanan J. Larval development of *Cucumaria elongata* (Echinodermata: Holothuriodea) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1969. Vol. 49. P. 151-159.
- Chia F.-Sh., Burke R. D. Echinoderm metamorphosis: fate of larval structures // Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae / Ed. F.-Sh. Chia, M. E. Rice. Elsevier, 1978. P. 219-234.
- Chia F.-Sh., Crawford B. Comparative fine structural studies of planulae and primary polyps of identical age of the sea pen, *Phyllosarcus gurneyi* // J. Morphol. 1977. Vol. 151, N 1. P. 131-158.
- Chia F.-Sh., Koss R. Fine structural studies of the nervous system and the apical organ in the planula larva of the sea anemone *Anthopleura elegantissima* // J. Morphol. 1979. Vol. 160, N 3. P. 275-297.
- Chia F.-Sh., Buckland-Nicks J., Young C. M. Locomotion of marine invertebrate larvae: a review // Can. J. Zool. 1984. Vol. 62, N 7. P. 1205-1222.
- Chia F.-Sh., Burke R. D., Koss R., Mladenov P. V., Rumlil S. S. Fine structure of the doliolaria larva of the feather star *Florometra serratissima* (Echinodermata, Crinoidea), with special emphasis on the nervous system // J. Morphol. 1986. Vol. 189, N 2. P. 99-120.
- Child C. M. The early development of *Arenicola* and *Sternaspis* // Arch. Entw.-mech. 1900. Bd 9. S. 587-723.
- Chuang H.-H. Defekt- und Vitalfärbungsversuche zur Analyse der Entwicklung der kaudalen Rumpfabschnitte und der Schwanzes bei Urodelen // Arch. Entw.-mech. 1947. Bd 143, H. 1/2. S. 19-125.
- Chuang H.-H. Larval development in *Disciniscus* (Inarticulate Brachiopod) // Amer. Zool. 1977. Vol. 17. P. 39-53.
- Chun C. Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung // Festschrift für Leuckart Leipzig, 1892. S. 77-108.
- Chun C. Atlas, biologische Studien über pelagische Organismen. II. *Auricularia nudibrenchiata* // Bibliogr. Zool. 1896. Bd 7, H. 19. S. 53-76.
- Claparède E., Meczniokoff E. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden // Ztschr. wiss. Zool. 1869. Bd 19. S. 163-205.
- Clark R. B. Dynamics in Metazoan evolution. Oxford, 1964. 313 p.
- Clement A. C. Development of *Ilyanassa* following removal of the D macromere at successive cleavage stages // J. Exp. Zool. 1962. Vol. 149, N 3. P. 193-216.
- Cloney R. A. The significance of the caudal epidermis in ascidian metamorphosis // Biol. Bull. 1963. Vol. 124, N 3. P. 241-253.
- Cloney R. A. Ascidian metamorphosis: review and analysis // Settlement and metamorphosis in marine invertebrate larvae / Ed. F.-Sh. Chia, M. Rice. Elsevier, 1978. P. 255-282.
- Cloney R. A. Ascidian larvae and the events of metamorphosis // Amer. Zool. 1982. Vol. 22, N 4. P. 817-826.
- Coe W. R. Development of the *pidium* of certain nemerteans // Trans. Connecticut Acad. Arts Sci. 1899. Vol. 10. P. 235-262.
- Coe W. R. Biology of the nemerteans of the Atlantic coast of North America // Trans. Connecticut Acad. Arts. Sci. 1943. Vol. 35. P. 129-328.
- Cohen A., Berrill N. J. The development of isolated blastomeres of the ascidian egg // J. Exp. Zool. 1936. Vol. 74, N 1. P. 91-117.
- Cohee J., Massey B. D. Larvae and origins of major phyla // Biol. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 19. P. 321-328.
- Colwin A. L., Colwin L. H. Relationship between the egg and larva of *Saccoglossus kowalevskyi* (Enteropneusta): axes and planes // J. Exp. Zool. 1951. Vol. 117, N 1. P. 111-138.
- Colwin L. H., Colwin A. L. Changes in the spermatozoon during fertilization in *Hydroides hexagonus* (Annelida). I. Passage of the acrosomal region through the vitelline membrane // J. Biophys., Biochem. Cytol. 1961a. Vol. 10. P. 231-254.
- Colwin A. L., Colwin L. H. Changes in the spermatozoon during fertilization in *Hydroides hexagonus* (Annelida). II. Incorporation with the egg // J. Biophys., Biochem. Cytol. 1961b. Vol. 10. P. 255-274.
- Conklin E. G. The embryology of *Crepidula* // J. Morphol. 1897. Vol. 13. P. 1-226.
- Conklin E. G. The embryology of a Brachiopod, *Terebratulina septentrionalis* // Proc. Amer. Philos. Soc. 1902. Vol. 14. P. 41-76.
- Conklin E. G. The organization and cell lineage of the ascidian egg (*Cynthia partita*) // J. Acad. nat. Sci. Philadelphia. Ser. 2. 1905a. Vol. 13. P. 1-119.
- Conklin E. G. Mosaic development in ascidian egg // J. Exp. Zool. 1905b. Vol. 2, N 2. P. 145-223.
- Conklin E. G. The habits and early development of *Limulus mercurius* // Pap. Portug. Lab. 1908. Vol. 2. P. 153-170.
- Conklin E. G. The development of centrifuged eggs of ascidians // J. Exp. Zool. 1931. Vol. 60, N 1. P. 2-80.
- Conklin E. The embryology of *Amphioxus* // J. Morphol. 1932. Vol. 54, N 1. P. 69-151.
- Conrad C. W., Williams D. C. Polar lobe formation and cytokinesis in the fertilized eggs of *Ilyanassa obsoleta* // Develop. Biol. 1974. Vol. 36, N 2. P. 363-378.
- Cori C. J. Kamptozoa // Bronn's Klassen und Ordnungen der Tierreichs. Leipzig, 1936. Bd 4. Buch 2. Lf. 4. S. 1-119.
- Cori C. J. Bryozoa // Kükenthal-Krumbach's Handbuch der Zoologie. Berlin; Leipzig, 1941. Bd 3, H. 2. T. 5. S. 263-582.
- Correa D. A. Embryologia de *Bugula pabeliata* // Bol. Univers. San Paulo (Brasil), Fac. Fil., Ciênc., Letr. Zool. 1940. N 13. P. 7-71.
- Costello D. P. Segregation of ooplasmic constituents // Elzsha Mitchell Sci. Soc. 1945. Vol. 61. P. 277-289.
- Costello D. P., Henley C. Spiralian development: a perspective // Amer. Zool. 1976. Vol. 16, N 3. P. 277-291.
- Cottrell C. B. Insect ecdysis with particular emphasis on cuticular hardening and darkening // Advances in Insect Physiology. New York, 1964. Vol. 2. P. 175-218.
- Counce S. J. The analysis of insect embryogenesis // Ann. Rev. Entomol. 1961. Vol. 6. P. 295-312.
- Counce S. J. The causal analysis of insect development // Developmental systems: Insects // Ed. S. J. Counce, C. H. Waddington. London; New York, 1973. Vol. 2. P. 1-156.
- Creek G. A. The reproductive system and embryology of the snail *Pomatias elegans* // Proc. Zool. Soc. London. 1951. Vol. 121. P. 599-640.
- Cresp J. Etudes expérimentales et histologiques sur la régénération et le bourgeonnement chez les serpulides *Hydroides norvegica* (Gunn.) et *Salmacina acrostus* (Clap.) // Bull. biol. France et Belg. 1964. T. 98. P. 3-152.
- Crofts D. T. The development of *Haliotis tuberculata*, with special reference to the organogenesis during torsion // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1937. Vol. 228, N 552. P. 219-268.
- Crofts D. T. Muscle morphogenesis in primitive gastropod and its relation to torsion // Proc. Zool. Soc. London. 1955. Vol. 125. P. 711-750.
- Crossley A. C. S. Transformation in the abdominal muscles of the blue blow fly *Calliphora erythrocephala* (Meig.) during metamorphosis // J. Emb. and Exp. Morphol. 1965. Vol. 14. P. 89-110.
- Cuénat L. Anatomie, éthologie et systématique des Echinodermes // Traité de Zoologie // Ed. P.-P. Grassé. Paris. 1948. T. 11. P. 3-272.

Cohn G. Untersuchungen über die Coelomanlagen und die Metamorphose des Pluteus von *Psammichnus miliaris* // Zool. Jb., Anat. 1960. Bd 78, H. 2. S. 235-256.

Caviklitz R. Die Anatomie der Larve *Pedicellina echinata* // Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 1909. Bd 17, S. 157-186.

Dalcq A. M. Introduction to general embryology. London, 1957. 177 p.

Damas D. Recherches sur le développement des Molgules // Arch. biol. 1902. T. 18, P. 599-664.

Damas D., Stiasny G. Les larves planctoniques d'Enteropeus (Tornaria et Planctosphaera) // Mém. acad. roy. Belg., Cl. Sci. Sér. 2. 1961. T. 15, fasc. 2. P. 1-70.

Dan K. The cause and consequence of unequal cleavage in sea urchins // Zool. Sci. 1984. Vol. 1, N 2, P. 151-160.

Dan K., Dan J. C. Behavior of the cell surface during cleavage. VIII. On the cleavage of medusan eggs // Biol. bull. 1947. Vol. 93, N 2, P. 163-188.

Dan-Sohkawa M., Fujisawa H. Cell dynamics of the blastulation process in the starfish, *Asteria pectinifera* // Develop. Biol. 1980. Vol. 77, N 2, P. 328-339.

Dan-Sohkawa M., Yamanaka H., Watanabe K. Reconstruction of bipinnarin larvae from dissociated embryonic cells of the starfish, *Asteria pectinifera* // J. Embr. and Exp. Morphol. 1986. Vol. 94, P. 47-60.

Daniel J. C. The first potential 1. C. M cell during cleavage of the rabbit ovum // Roux'Arch. Develop. Biol. 1976. Vol. 176, N 3, P. 249-250.

Daniel J., Olson J. Cell movement, proliferation and death in the formation of the embryonic axis of the rabbit // Anat. Rec. 1966. Vol. 156, N 2, P. 123-128.

Dautert E. Die Bildung der Keimblätter bei *Paludine* // Zool. Jb., Anat. 1929. Bd 50, S. 433-496.

Davidson E. H. How embryos work: a comparative view of divergence modes of cell fate specification // Development, 1990. Vol. 108, N 3, P. 365-389.

Davis B. The early life history of *Dolichoglossus pusillus* // Univ. Calif. Publ. Zool. 1908. Vol. 4, N 3, P. 187-226.

Dawydoff C., Grassé P.-P. Classe des Phoronidiens // Traité de Zoologie / Ed. P.-P. Grassé. Paris. 1959. T. 5, f. 1. P. 1008-1053.

De Becr G. Embryos and ancestors. Oxford, 1958. 197 p.

Dehorne A. Le schizometamérie et les segments tetragèmes de *Dodecaceria caulleryi* n. sp. // Bull. biol. France et Belg. 1933. T. 67, P. 298-326.

Delage Y. Evolution de la saccutine (*Saccutea carini* Thompson) // Arch. zool. exp. et gén. 1884. T. 2, P. 417-738.

Delage Y. Embryogénie des éponges // Arch. zool. exp. gén. 1892. Sér. 2, t. 10, P. 245-490.

Delage Y. Les larves des Spongiaires et l'homologation des feuilletts // C. R. Acad. sci. Paris. 1898. T. 136, P. 767-769.

Delage Y., Hérouard E. Traité de Zoologie concrète. T. 2. pt. 2. Le Coelantérés. Paris. 1901. 898 p.

Delsman H. C. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Oikopleura dioica* // Verhandl. Rijksinst. Onderzoek der Zee. 1910. Bd 111, S. 1-24.

Delsman H. C. Der Ursprung der Vertebraten // Mitt. Zool. Stat. Neapel. 1913. Bd 20, S. 647-710.

Delsman H. C. Eifurchung und Gastrulation bei *Emplectonema* // Tijdschr. Nederland. Dierk. Vereen. 1915. Ser. 2, Bd 14, S. 68-114.

Delsman H. C. Die Embryonalentwicklung von *Balanus balanoides* Linné // Tijdschr. Nederland. Dierk. Vereen. 1917. Ser. 2, Bd 15, S. 419-520.

Devriès J. Le destinée des feuilletts embryonnaires chez le lombricien *Eiseca foetida* // Arch. anat. microsc. morphol. exp. 1973a. T. 62, P. 15-37.

Devriès J. Détermination précoce du développement embryonnaire chez le lombricien *Eiseca foetida* // Bull. zool. France. 1973b. T. 98, P. 485-417.

Dieck G. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen // Jen. Ztschr. Naturwiss. 1874. Bd 8, S. 500-521.

Diehl F. The developmental significance of interstitial cells during regeneration and budding // Biology of Hydra / Ed. A. Burnett. New York; London, 1973. P. 109-141.

Dilly P. N. Studies on the receptors in *Caena intestinalis* // Ztschr. Zellforsch. 1969. Vol. 96, N 1, P. 63-65.

Dilly P. N. The larva of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // Mar. Biol. 1973. Vol. 18, N 1, P. 69-86.

Doane W. W. Role hormones in insect development // Developmental systems: Insects / Ed. S. J. Counce, C. H. Waddington. London; New York, 1973. Vol. 2, P. 291-497.

Dohle W. Über die Bildung und Differenzierung des postnauphialen Keimstreifs von *Leptochelia* sp. (Copepoda, Tanaisacea) // Zool. Jb., Anat. 1972. Bd 89, H. 4, S. 503-566.

Dohle W. Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Mesoderms bei Articulaten // Ztschr. zool. Syst. Evolutionsf. 1979. Beih. 1, S. 120-140.

Dohmen M. R., van der Mey J. C. A. Local surface differentiations at the vegetal pole of the eggs of *Nassarius reticulatus*, *Buccina undatum* and *Crepidula fornicata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Develop. Biol. 1977. Vol. 61, N 1, P. 104-113.

Dongen C. A. M. van. Mesoderm formation during normal development of *Dentalium dentale* // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C. 1977. Vol. 80, N 5, P. 372-376.

Dongen C. A. M. van, Geffenkirchen W. J. M. The development of *Dentalium* with special reference to the significance of the polar lobe // Proc. Kon. Ned. Acad. Wetensch. Ser. C. 1975. Vol. 78, N 4, P. 358-375.

Dorresteyn A. W. C., Fisher A. The ultrastructure of *Polychaeta*. XVIII. The process of early development // Microfauna marina. 1988. Vol. 4, P. 335-352.

Dorresteyn A. W. C., Bornewasser H., Fischer A. A correlative study of experimentally changed first cleavage and Janus development in the trunk of *Platynereis dumerilii* (Annelida, Polychaeta) // Roux'Arch. 1987. Vol. 196, P. 51-58.

Downes D. A. Étude ultrastructurale des stades parenchymateux et actinellés de l'Actinie *Cereus panderianus* // Arch. zool. et exp. gén. 1976. T. 117, N 3, P. 295-324.

Drew G. A. The anatomy, habits, and embryology of *Yoldia limatula* // Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. 1899. Vol. 4, N 3, P. 1-37.

Duboscq O., Tuzet O. L'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades de développement des Éponges calcaires // Arch. zool. exp. et gén. 1937. T. 79, P. 157-316.

Douglas L. T. The development of organ systems in Nematoda and Cestodes // J. Parasitol. 1963. Vol. 49, N 4, P. 530-558.

Dunlap Fianka H. Ctenophora // Reproduction of marine invertebrates / Ed. A. C. Giese, J. S. Pearse. New York, London, 1974. Vol. 1, P. 201-266.

Durchon M. Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annelides, Polychètes) // Bull. biol. France et Belg. 1959. T. 93, f. 2, P. 155-219.

Durchon M., Wismocq J.-C. Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens // Ann. Sci. nat. Zool. et Biol. anim. 1964. T. 6, P. 159-211.

Duval M. Etudes sur l'embryologie des Chétopodes // J. Anat. Physiol. 1895. T. 31, P. 93-160, 427-474.

Eakin R. M., Kuda A. Ultrastructure of sensory receptor in ascidian tadpoles // Ztschr. Zellforsch. 1971. Bd 112, H. 3, S. 207-312.

Eakin R. M., Westfall J. A. Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes // Ztschr. Zellforsch. 1964. Bd 62, S. 310-323.

Ehlers U. Das phylogenetische System der Plathelminthes. Stuttgart, 1985. 317 S.

Ehrenberg C. G. Symbolae physicalae, seu icones et descriptiones Mammalium, Avium, Insectorum et animalium Evertrebratorum. Berlin, 1831.

Emig C. C. Les processus de l'ontogénèse comparés à ceux de la régénération des Phoronida // Ztschr. Morphol. Tiere. 1973. Bd 75, S. 329-350.

Emig C. C. Observations et discussions sur le développement embryonnaire des Phoronida // Ztschr. Morphol. Tiere. 1974. Bd 77, S. 317-335.

Emig C. C. Embryology of Phoronids // Amer. Zool. 1977. Vol. 17, P. 21-37.

Emlet R. B. Locomotion, drag, and the rigid skeleton of larval echinoderms // Biol. Bull. 1983. Vol. 164, N 3, P. 433-445.

Emlet R. B. Larval form and metamorphosis of a „primitive“ sea urchin, *Eucidaris thomasi* // Biol. Bull. 1988. Vol. 174, N 1, P. 4-19.

Emschermann P. Les Kamptozoaires. État actuel de nos connaissances sur leur anatomie, leur développement, leur biologie et leur position phylogénétique // Bull. Soc. zool. France. 1982. T. 107, N 2, P. 317-344.

Erdmann W. Untersuchungen über die Lebensgeschichte der Auster // Wiss. Meeresunters. N. S. 1935. Bd 19, H. 6, S. 1-25.

Farfaglio G. Experiments on the formation of the ciliated plates in Ctenophores // Acta embryol. et morphol. exp. 1963. Vol. 6, P. 191-203.

Fell H. B. A revision of the current theory of echinoderm embryology // Trans. Proc. Roy. Soc. N. Z. 1945. Vol. 75, N 2, P. 73-101.

Fell H. B. Echinoderm embryology and the origin of Chordates // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1948. Vol. 23, P. 81-107.

Finnex L. Note préliminaire sur le développement larvaire de *Amphura chapei* // Vie et Milieu. 1966. T. 14, P. 91-96.

Fernández J. Embryonic development of the glossiphoniid leech *Theromyzon rude*: characterization of developmental stages // Develop. Biol. 1980. Vol. 76, N 2, P. 245-262.

Fernández J., Stent G. S. Embryonic development of the glossiphoniid leech *Theromyzon rude*: structure and development of the germinal bands // Develop. Biol. 1980. Vol. 78, N 2, P. 407-434.

Fernández J., Stent G. S. Embryonic development of the hirudinid leech *Hirudo medicinalis* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1982. Vol. 72, P. 71-96.

Fernández M. Beiträge zur Embryologie der Gurteltiere. I. Zur Keimblätterumversion und spezifischen Polyembryonie der *Mulitta* (*Tatusia hybrida* Desm.) // Morphol. Jb. 1909. Bd 39, S. 302-333.

Fernández M. Die Entwicklung der *Mulitta* // Rev. Mus. de la Plata. 1915. Vol. 21, P. 1-156.

Fernando W. The embryology of *Caridincola indica* // Proc. Zool. Soc. London. 1934a. P. 827-850.

Fernando W. The early embryology of a viviparous Psocid // Quart. J. micr. Sci. 1934b. Vol. 77, P. 99-119.

Fioroni P. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlupfzustand von zwei mediterranen *Nassa*-Arten // Rev. Suisse. 1965. Vol. 72, P. 543-568.

Fioroni P. Un nouveau cas de rotation des œufs nutritifs chez un gastéropode prosobranchie marine // Vie et Milieu. 1966. Ser. A, t. 17, N 1, P. 109-119.

- Fioroni P. Die organogenebische und transitorische Rolle der Vitellophagen in der Darmentwicklung von *Galathea* (Crustacea, Anomura) // *Ztschr. Morphol. Tiere*. 1970a. Bd 67, H. 3, S. 263-306.
- Fioroni P. Am Dotteraufschluß beteiligte Organe und Zelltypen bei höheren Krebsen // *Zool. Jb., Anat.* 1970b. Bd 87, S. 481-522.
- Fioroni P. Phylogenetische Abänderungen der Gastrula bei Mollusken // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsf.* 1979a. Beih. 1, S. 82-100.
- Fioroni P. Abänderungen des Gastrulationsverlauf und ihre phylogenetische Bedeutung // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsf.* 1979b. Beih. 1, S. 101-119.
- Fioroni P. Zur Signifikanz des Blastoporus-Verhaltens in evolutionärer Hinsicht // *Res. Suisse Zool.* 1980. T. 87, f. 1, P. 261-272.
- Fioroni P. Allgemeine und vergleichende Embryologie des Tiere. Berlin, 1987. 430 S.
- Flynn T. T. The yolk-sac and allantoic placenta in *Perameles* // *Quart. J. micr. Sci.* 1923. Vol. 67, P. 123-183.
- Flynn T. T., Hill J. P. The development of the Monotremata. Part IV. Growth of the ovarian ovum, maturation, fertilization and early cleavage // *Trans. Zool. Soc. London*. 1939. Vol. 24, pt 6, P. 445-622.
- Flynn T. T., Hill J. P. The development of the Monotremata. Part VI. The later stages of cleavage and the formation of the primary germ layers // *Trans. Zool. Soc. London*. 1947. Vol. 26, pt 1, P. 1-151.
- Franz V. Geschichte der Organismen. Jena, 1924. 949 S.
- Franz A. A new loxosomatid from the Pacific (Gilbert Islands) with a note on internal budding // *Ark. Zool.* 1967. Bd 19, S. 381-390.
- Franz A. Phylogenetic aspects of the morphology of spermatozoa and spermiogenesis // *Comparative spermatology* / Ed. B. Baccetti. Accad. naz. dei Lincei, Roma, 1969. N 137, P. 29-46.
- Franz A. Sperm structure with regard to fertilization biology and phylogenetics // *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.* 1977. S. 123-138.
- Freeman O. The establishment of the oral-aboral axis in ctenophore embryo // *J. Embryol. and Exp. Morphol.* 1977. Vol. 42, P. 237-260.
- Freeman G. The role of cleavage in the establishment of the anterior-posterior axis of the hydrozoan embryo // *Developmental and cellular biology of Coelenterates* / Ed P. Tardent, R. Tardent. Amsterdam, 1980. P. 97-108.
- Freeman G. The role of polarity in the development of the hydrozoan planula larva // *Roux's Arch. Develop. Biol.* 1981. Vol. 190, N 3, P. 168-184.
- Freeman G. Experimental studies on embryogenesis in hydrozoans (Trachylina and Siphonophora) with direct development // *Biol. Bull.* 1983. Vol. 165, N 3, P. 591-618.
- Freeman G. The factors that promote the development of symmetry properties in aggregates from dissociated echinoid embryos // *Roux's Arch. Develop. Biol.* 1988. Vol. 197, N 7, P. 394-405.
- Freeman G., Reynolds G. T. The development of bioluminescence in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // *Develop. Biol.* 1973. Vol. 31, P. 61-100.
- Fretter V., Graham A. British prosobranch molluscs. London, 1962. 755 p.
- Fristrom D., Fristrom J. W. The mechanism of evagination of imaginal discs of *Drosophila melanogaster* // *Develop. Biol.* 1975. Vol. 43, N 1, P. 1-23.
- Fuchs K. Keimblätterbildung von *Cyclops viridis* // *Zool. Jb., Anat.* 1914. Bd 38, S. 103-156.
- Fukuoka M., Tanaka M., Ishihara K. Relation between blastopore and stomodeum formation in development of pond snail *Succinea quadrata* // *Zool. Sci.* 1989. Vol. 6, N 6, P. 1156.
- Fulinski B. Die Entwicklungsgeschichte von *Dendrocoelum lacteum* // *Bull. Acad. Sci. Crac., Cl. math.-nat., sér. B*. 1915. P. 147-190.
- Fulinski B. Die Keimblätterbildung bei *Dendrocoelum lacteum* // *Zool. Anz.* 1916. Bd 47, S. 380-400.
- Gardiner E. Early development of *Polychaerus caudatus* // *J. Morphol.* 1895. Vol. 11, P. 155-176.
- Gardiner S. L. Fine structure of the ciliated epidermis on tentacles of *Owenia fusiformis* (Polychaeta, Oweandae) // *Zoomorphology*. 1978. Vol. 91, N 1, P. 37-48.
- Garstang W. The theory of recapitulation // *J. Linn. Soc. London. Zool.* 1922. Vol. 35, P. 81-101.
- Garstang W. The origin and evolution of larval forms // *Rept. British Ass. Adv. Sci. Glasgow. Sect. D*. 1928a. P. 77-98.
- Garstang W. The morphology of the Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata // *Quart. J. micr. Sci.* 1928b. Vol. 72, pt 1, P. 51-187.
- Garstang W. Larval forms and other zoological verses. Oxford, 1951. 76 p.
- Garstang W., Garstang S. On the development of Botryllodea // *Quart. J. micr. Sci.* 1928. Vol. 72, pt 1, P. 1-50.
- Gegebauer C. Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig, 1870. 655 S.
- Gemmell J. F. The development and certain points in the adult structure of the starfish *Asterias rubens* // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B*. 1914. Vol. 205, P. 213-294.
- Gerhart J., Danilchik M., Doulach T., Roberts S., Rowing B., Stewart R. Cortical rotation of *Xenopus* egg // *Development*. 1989. Vol. 107 (Suppl.), P. 37-51.
- Gerould J. H. The development of *Phascoglossa* // *Zool. Jb., Anat.* 1907. Bd 23, S. 77-162.
- Geyten J., Cardoen J., Van Eynde S., Geens C., De Loof A. Cellular and molecular markers of enteroposterior and dorsoventral organisation in the vitellogenic follicles of adult *Sarcophaga bullata* (Diptera) and dorsoventral orientation of follicles in the ovary // *Roux's Arch. Develop. Biol.* 1988. Vol. 197, P. 101-109.
- Gies S. Die Embryonalentwicklung von *Monocelis fusca* Oersted (Turbellaria, Proseriata) // *Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere*. 1966. Bd 57, S. 137-230.
- Gill K. S. Epigenetics of the promorphology of the egg in *Drosophila melanogaster* // *J. Exp. Zool.* 1964. Vol. 155, N 1, P. 91-104.
- Gilmour T. H. J. Feeding in tornaria larvae and the development of gill slits in enteropneust hemichordates // *Cann. J. Zool.* 1982. Vol. 60, N 12, P. 3010-3020.
- Gilmour T. H. J. Streamlines and particle paths in the feeding mechanisms of larvae of the sea urchin *Lytechinus pictus* // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1986. Vol. 95, N 1, P. 27-36.
- Gislén T. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordata // *Zool. bidrag, Uppsala*. 1930. T. 12, P. 199-304.
- Giudice G. Restitution of whole larvae from disaggregated cells of sea urchin embryos // *Develop. Biol.* 1962. Vol. 5, N 3, P. 402-411.
- Glenner H., Hdeg J. T., Kleysner A., Larsen B. B. Cypris ultrastructure, metamorphosis and sex in seven families of parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *Acta Zool. (Stockholm)*. 1989. Vol. 70, N 4, P. 229-242.
- Godeaux J. Contribution à la connaissance des thalacées (Pyrosome et Dolichium) // *Ann. Soc. Roy. Belg.* 1957-58. T. 80, P. 1-285.
- Goette A. Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hessburg, 1884. 215 S.
- Goette A. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen // *Ztschr. wiss. Zool.* 1907. Bd 87, S. 1-335.
- Goetz R. H. Studien zur Placentation der Centetiden // *Ztschr. Anat. Entw.-gesch.* 1937. Bd 107, H. 2, P. 274-318.
- Goetz R. H. On the early development of the Tenrecidae (*Hemicentetes semispinosus*) // *Bio-Morphosis*. 1938. Vol. 1, f. 1, P. 67-79.
- Goldschmidt R. Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der *Polystomum integerrimum* // *Ztschr. wiss. Zool.* 1902. Bd 72, S. 180-189.
- Gomol L. Embryologie des Monotremes // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé, Paris. 1982. T. 17, f. 7, P. 1-31.
- Gomol L., Lucarz-Biétry A. Développement embryonnaire des Marsupiaux // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé, Paris, 1982. T. 17, f. 7, P. 33-82.
- Goodrich E. S. The study of nephridia and genital ducts since 1895 // *Quart. J. micr. Sci.* 1945. Vol. 85, P. 113-301.
- Goto S. The metamorphosis of *Asterias pallida* // *J. Coll. Sci. Univ. Tokyo*. 1896. Vol. 10, S. 239-278.
- Gould S. J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, 1977. 581 p.
- Graff L. Acoela und Rhabdotoela // *Bronn's Klass. u. Ordnun. Tierreichs*. 1904-1908. Bd 4, S. 1753-1799.
- Grave C. Larvae of Echinoderms with cilia arranged in transverse rings // *Biol. Bull.* 1903. Vol. 5, P. 169-186.
- Grave C. *Amaroucium constellatum* (Verrill). II. The structure and organization of the tadpole larva // *J. Morphol.* 1921. Vol. 36, N 1, P. 71-102.
- Grave C. The Botryllus type of ascidian larva // *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 1934. N 435, P. 143-156.
- Grave C., Riley O. Development of the sense organs of the larvae of *Botryllus schlosseri* // *J. Morphol.* 1935. Vol. 57, N 1, P. 185-213.
- Green K. J., Kirk D. L. Cleavage patterns, cell lineages, and development of a cytoplasmic bridge system in *Volvox* embryos // *J. Cell Biol.* 1981. Vol. 91, P. 743-755.
- Greenberg M. J. Ancestors, embryos, and symmetry // *Syst. Zool.* 1959. Vol. 8, N 4, P. 212-221.
- Greer D. L. Studies on the embryology of *Pycnopodia helianthoides* // *Pacif. Sci.* 1962. Vol. 16, P. 280-285.
- Grobbe K. Die systematische Einteilung des Tierreichs // *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*. 1908. Bd 58, H. 10, S. 491-511.
- Grobbe K. Theoretische Erörterungen betreffend die phylogenetische Ableitung der Echinodermen // *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math. Natur. Kl.* 1923. Bd 132, Abt. 1, H. 9/10, S. 263-290.
- Grosch D. S. Cytological aspects of growth in impatinate (male) larvae of *Habrobracon* // *J. Morphol.* 1958. Vol. 86, P. 153-176.
- Grosser O. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihaut und der Placenta mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wien, 1909.
- Grosser O. Zur Frage der Abstammung der Säugetiere // *Ergebn. Anat.* 1941. Bd 33, S. 1-30.
- Gruener H.-E. Einführung in Lehrbuch der speziellen Zoologie. Jena, 1980. Bd 1, S. 15-156.
- Guerrier P. Les facteurs de polarisation dans les premiers stades du développement chez *Parascaris equorum* // *J. Embryol. and Exp. Morphol.* 1967. Vol. 18, N 1, S. 121-142.
- Guerrier P. La polarisation cellulaire et les caractères de la segmentation au cours de la morphogénèse spirale // *Ann. biol.* 1971. T. 10, f. 3-4, P. 151-192.
- Gustafson T., Klander H. Microaquaria for time lapse cinematographic studies of morphogenesis

in swimming larvae and observation on sea urchin gastrulation // *Exp. Coll. Res.* 1956. Vol. 11. P. 36-51.

Gustafson R. G., Reid R. G. B. Development of the pericalymma larva of *Solemya reidi* (Bivalvia: Cryptodonta: Solemyidae) // *Mar. Biol.* 1986. Vol. 93, N 3. P. 411-427.

Gustafson T., Toney M. I. How genes control morphogenesis // *Amer. Sci.* 1971. Vol. 59. P. 452-462.

Hacker V. Pelagische Polychaetenlarven // *Ztschr. wiss. Zool.* 1896. Bd 62, H. 1. S. 74-168.

Hadfield M. G. Metamorphosis of marine molluscan larvae: an analysis of stimulus and response // *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae* / Ed. F.-Sh. Chia, M. E. Rice. Elsevier, 1978a. S. 165-175.

Hadfield M. G. Growth and metamorphosis of planctonic larvae of *Ptychodera flava* (Hemichordata: Enteropneusta) // *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae* / Ed. F.-Sh. Chia, M. E. Rice. Elsevier, 1978b. P. 247-254.

Hedzi J. Zur Diskussion über die Abstammung der Eumetazoa // *Zool. Anz.* 1958. Suppl. 21. S. 169-179.

Hadzi J. The evolution of the Metazoa. London, 1963. 499 p.

Haeckel E. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere (Fortsetzung der „Gastraea-Theorie“) // *Jen. Ztsch. Naturwiss.* 1875. Bd 9. S. 402-508.

Hagan H. R. Embryology of the Polychaete *Hesperoctenes fumarius* with reference to the viviparity in insects // *J. Morphol.* 1931. Vol. 51. P. 1-117.

Hagan H. R. Embryology of the viviparous insects. New York, 1951. 472 p.

Haget A. L'embryologie des insectes // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris. 1977. T. 8, 1. S. B. 1-387.

Halkin H. Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum* // *Arch. biol.* 1901. T. 18. P. 293-363.

Hamada S. Cell migration during the reassembly of dissociated embryonic cells of sea urchin // *Exp. Cell Res.* 1978. Vol. 46, N 5. P. 310-324.

Hamilton W. J., Samuel D. M. The early development of the golden hamster (*Cricetus auratus*) // *J. Anat.* 1956. Vol. 90, pt 3. P. 397-416.

Hammarsten O. Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Malacobdella grossa* // *Arb. Zootom. Inst. Stockholms Hogskola.* 1918. P. 1-96.

Hand C. On the origin and phylogeny of the coelenterates // *Syst. Zool.* 1959. Vol. 8, N 4. P. 191-202.

Hannerz L. Larval development of the Polychaeta families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae n. fam. // *Zool. bidrag, Uppsala.* 1956. Bd 31. P. 1-204.

Harmer S. F. On the occurrence of the embryonic fission in cyclostomatous Polysea // *Quart. J. micr. Sci.* 1893. Vol. 34. P. 199-242.

Hatschek B. Studien über Entwicklungsgeschichte der Aenelidan // *Arb. Zool. Inst. Wien.* 1878. Bd 1. S. 277-404.

Hatschek B. Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* und systematische Stellung der Echiuridae // *Arb. Zool. Inst. Wien.* 1880. Bd 3. S. 45-70.

Hatschek B. Über Entwicklungsgeschichte von *Teredo* // *Arb. Zool. Inst. Wien.* 1881a. Bd 3. S. 1-44.

Hatschek B. Entwicklung der *Amphioxus* // *Arb. Zool. Inst. Wien.* 1881b. Bd 4. S. 1-88.

Hatschek B. Über Entwicklung von *Sipunculus nudus* // *Arb. Zool. Inst. Wien.* 1884. Bd 5. S. 1-88.

Hatschek B. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Polygordius* // *Arb. Zool. Inst. Wien.* 1885a. Bd 6. S. 109-120.

Hatschek B. Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* // *Arb. Zool. Inst. Wien.* 1885b. Bd 6. S. 121-148.

Hatschek B. Lehrbuch der Zoologie. Jena, 1888-1891. 432 S.

Hauschek E. Über die Cytologie der Parthenogenese und Geschlechtsbestimmung einer heterogenen Gallmücke // *Chromosoma.* 1962. Bd 13, H. 2. P. 163-182.

Hay-Schmidt A. The ultrastructure of the protonephridium of *Phoronis muelleri* (Phoronida) // *Zoomorphology.* 1989. Vol. 108, N 6. P. 933-951.

Heath H. The development of *Ischnochiton* // *Zool. Jb., Anat.* 1898. Bd 12. S. 567-656.

Heath H. Solenogastres from the Eastern coast of North America // *Mem. Mus. Comp. Zool. Harw.* Cell. 1918. Vol. 45. P. 185-263.

Heider K. Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* Cuv. // *Abh. Senckenb. Nat. Ges.* 1895. Bd 18. H. 4. S. 365-455.

Heider K. Entwicklung von *Balanoglossus clevigarus* // *Zool. Anz.* 1909. Bd 34. S. 695-704.

Heider K. Organverlagerung bei den Echinodermen Metamorphose // *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.* 1912. 22. Jahresversammlung. S. 239-251.

Heider K. Phylogenie der Wirbellosen // *Kultur der Gegenwart.* 1914. T. 3, Abt. 4, Bd 4. S. 453-529.

Heimler W. Der Bau des larvalen Nervensystems bei der Trochophora von *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellomorpha) // *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.* 1988. 73. Jahresversammlung. S. 299.

Heimler W. Untersuchungen zur Larvalentwicklung von *Lanice conchilega* // *Zool. Jb., Anat.* 1981. Bd 106, H. 2. S. 236-277.

Heimler W. The ultrastructure of Polychaeta. XIX. Larvae // *Microfauna marina.* 1988. Vol. 4. P. 533-571.

Hendler G. An echinoderm vitellaria with a bilateral larval skeleton // *Biol. Bull.* 1982. Vol. 163, N 3. P. 431-437.

Henry J. J. The role of unequal cleavage and polar lobe in the segregation of developmental potential during first cleavage in the embryo of *Chaetopterus vanopedeus* // *Roux's Arch. Develop. Biol.* 1986. Vol. 195, N 2. P. 103-116.

Henson H. Theoretical aspects of insect metamorphosis // *Biol. Rev. Cambridge.* 1946. Vol. 21. P. 1-14.

Hertant-Moewis H., Nokin A. Cicatrization et premiers stades de régénération pygidiale chez *Nereis diversicolor* // *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* 1962. T. 53, 1. P. 137-154.

Herman W. S. Control of hormone production in insects // *Metamorphosis a problem in developmental biology* / Ed. W. Elkin, L. J. Gilbert. New York, 1968. P. 108-141.

Herrmann K. Phylogenetic variation in postembryonic development of Phoronida // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsl.* 1979. Beih. 1. S. 185-193.

Herrmann K. Die archimere Gliederung bei *Phoronis mülleri* (Tentaculata) // *Zool. Jb., Anat.* 1980. Bd 103. S. 234-249.

Herrmann K. Die Ontogenese von *Phoronis mülleri* (Tentaculata) // *Zool. Jb., Anat.* 1986. Bd 114. S. 441-463.

Hertwig O. Die Zelle und die Gewebe. Jena, 1892.

Hess O. Entwicklungsphysiologie der Mollusken // *Fortschr. Zool.* 1962. Bd 14. S. 130-163.

Heuser C. H., Streeter G. L. Early stages in the development of pig embryos // *Carnegie Contrib. Embryol.* 1929. Vol. 20, N 109. P. 1-29.

Heymons R. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblättchenbildung. Jena, 1895. 136 S.

Hill J. P. The early development of the Marsupialia with especial reference to the native cat (*Dasyurus viverrinus*) // *Quart. J. micr. Sci.* 1911. Vol. 56, pt 1. P. 1-134.

Hill J. P. Some observation on the early development of *Didelphis aurita* // *Quart. J. micr. Sci.* 1918. Vol. 63, pt 1. P. 91-140.

Hill J. P. The development history of the Primates // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* 1932. Vol. 221. P. 45-178.

Hill J. P. The allantoic placenta of *Perameles* // *Proc. Linn. Soc. London.* 1948. Vol. 161, pt 1. P. 3-9.

Hill J. P., Tribe M. The early development of the cat (*Felis domestica*) // *Quart. J. micr. Sci.* 1924. Vol. 68, pt 15. P. 513-602.

Hill S. D. Origin of the regeneration blastema in polychaete annelids // *Amer. Zool.* 1970. Vol. 10, N 2. P. 101-112.

Hines A. H. Larval problems and perspectives in life histories of marine invertebrates // *Bull. Mar. Sci.* 1986. T. 33, N 2. P. 586-525.

Hirschler J. Ueber die Entwicklung der Keimblätter und des Darmes bei *Gastroides arcuata* // *Bull. Internat. Acad. Sci. Cracovie.* 1909a. S. 284-310.

Hirschler J. Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes* L. // *Ztschr. wiss. Zool.* 1909b. Bd 99. S. 627-744.

Hirschler J. Embryologische Untersuchungen an Aphiden // *Ztschr. wiss. Zool.* 1912. Bd 100. S. 393-446.

Höeg J. The relation between cypris ultrastructure and metamorphosis in male and female *Sacculina carcini* (Crustacea, Cirripedia) // *Zoomorphology.* 1987a. Vol. 107. P. 299-311.

Höeg J. T. Male cypris metamorphosis, and new male larva form the trichogon, in parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala) // *Phil. Trans. Roy. Soc., B.* 1987b. Vol. 317, N 1183. P. 47-63.

Hoffman L. H. Placentation in the garter snake, *Thamnophis sirtalis* // *J. Morphol.* 1970. Vol. 131, N 1. P. 57-88.

Hoffmann R. Die embryonale Vorgänge bei den Strepsipteren und ihre Deutung // *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.* 1914. 24. Jahresversammlung. S. 192-206.

Holborow P. L., Leverack M. S., Barber V. C. Cilia and other surface structures of the trochophore of *Harmothoe imbricata* (Polychaeta) // *Ztschr. Zellforsch.* 1969. Bd 90. S. 246-261.

Holland N. D. The fine structure of *Comanthus japonica* (Echinodermata: Crinoidea) from zygote through early gastrula // *Tissue & Cell.* 1978. Vol. 10, N 1. P. 93-112.

Hollis D. E., Lyne A. G. Entoderm formation in blastocysts of the Marsupial *Isodon macrurus* and *Perameles nasuta* // *Austr. J. Zool.* 1977. Vol. 25, N 2. P. 207-223.

Holm A. Studien über Entwicklungsbiologie der Spinnen // *Zool. Bidrag, Uppsala.* 1948. Bd 19. S. 1-214.

Holm A. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Entwicklungsphysiologie des Spinnenembryos // *Zool. bidrag, Uppsala.* 1949-1952. Bd 29. S. 293-425.

Holtfreter J. Properties and function of the surface coat in amphibian embryos // *J. Exp. Zool.* 1943. Vol. 93. P. 251-323.

Hondt J.-L. de. Structure larvaire et organogénèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* // *Zoomorphologie.* 1977a. Bd 87, H. 2. S. 165-189.

Hondt J.-L. de. Structure larvaire et histogénèse post-larvaire chez *Crisa denticulata* // *Zool. sci.* 1977b. Vol. 6, N 1. P. 55-60.

Hondt J.-L. de. Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogénèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates // *Jb. Morphol. u. mikrosk. Anat. Abt. 1.* 1977c. Bd 123, H. 3. S. 463-483.

Horst C. J. van der. The mammalian trophoblast as interpreted by the development of *Elephantulus* // *Proc. Zool. Soc.* 1945, Vol. 115, P. 14-18.

Hörstadius S. Ueber die Determination des Keimes bei Echinoderm // *Acta zool.* 1928, Bd 9, S. 1-192.

Hörstadius S. Experiments on determination in the early development of *Cerebratulus lacteus* // *Biol. Bull.* 1937, Vol. 73, P. 317-342.

Hörstadius S. The mechanics of sea urchin development // *Biol. Rev. Cambridge*, 1939, Vol. 14, N 2, P. 132-179.

Hrbowski H. Das Dotterorgan der Eidechsen // *Ztschr. wiss. Zool.* 1926, Bd 178, H. 2, S. 305-382.

Hubert J. Etude histologique des jeunes stades du développement du lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin) // *Arch. anat. nat. et Morphol. exp.* 1962, T. 51, P. 11-26.

Hubert J. Embryology of Squamata // *Biology of the Reptilia* / Ed. C. Gans, F. Billelt. 1985, Vol. 15, P. 1-34.

Hubrecht A. A. W. Early ontogenetic phenomena in Mammals and their bearing on our interpretation of the phylogeny of the Vertebrates // *Quart. J. micr. Sci.* 1908, Vol. 53, P. 1-181.

Hubrecht A. A. W. Frühe Entwicklungsstadien des Igels und ihre Bedeutung für die Vorgeschichte (Phylogenese) des Amnioten // *Zool. Jb.* 1912, Suppl. 15, Bd 2, S. 739-774.

Hoot T. E. The origin of entodermal cells from the primitive streak of the chick embryo // *Anat. Rec.* 1937, Vol. 66, P. 449-460.

Huxley Th. On the anatomy and the affinity of the family of the medusae // *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1849, P. 413-434.

Huxley Th. On the classification of the animal kingdom // *J. Linn. Soc.* 1874, Vol. 12, P. 199-226.

Hyman L. H. Invertebrates. New York etc., 1940, Vol. 1. Protozoa through Ctenophora. 726 p.; 1951, Vol. II. Platyhelminthes and Rynchocoela, the acelomata Bilateria. 550 p.; 1959, Vol. V. Smaller coelomata groups. 783 p.; 1967, Vol. VI. Mollusca. 792 p.

Ibrahim M. M. Grundzüge der Organbildung im Embryo von Tachycineta (Insecta, Saltatoria) // *Zool. Jb. Anat.* 1958, Bd 76, H. 4, S. 541-594.

Inaba D. Development of *Caudina chilensis* // *Sci. Rept. Tohoku Univ. Sendai*, 1930, T. 5, P. 215-248.

Inoue I. Studies on the life history of *Chordodes japonicus*, a species of Gordiacea // *Japan. J. Zool.* 1958, Vol. 12, N 2, P. 203-218.

Iwata F. On the development of the nemertean *Micrura akkeshiensis* // *Embryologia*, 1958, Vol. 4, N 2, P. 103-131.

Iwata F. Studies on the comparative embryology of nemerteans with special reference to their inter-relationship // *Publ. Akkeshi Mar. Biol. Stat.* 1960, N 10, P. 1-51.

Iwata F. Axial changes in the nemertean egg and embryo during development and its phylogenetic significance // *J. Zool.* 1972, Vol. 168, P. 521-526.

Iwata F. Foregut formation of the nemerteans and its role in nemertean systematics // *Amer. Zool.* 1985, Vol. 25, N 1, P. 23-36.

Jägersten G. On the early phylogeny of the lower Metazoa. The bilaterogastrea theory // *Zool. bidrag, Uppsala*, 1955, Bd 30, S. 321-354.

Jägersten G. On the larva of *Siboglinum* // *Zool. bidrag, Uppsala*, 1957, Bd 32, S. 67-79.

Jägersten G. Further remark on the early phylogeny of the Metazoa // *Zool. bidrag, Uppsala*, 1959, Bd 33, S. 79-108.

Jägersten G. On the morphology and reproduction of entoproct larva // *Zool. bidrag, Uppsala*, 1964, Bd 36, S. 267-314.

Jägersten G. Evolution of the metazoan life cycle. London; New York, 1972, 282 p.

Janicki G. Über die Embryonalentwicklung von *Taenia serrata* Goetze // *Ztschr. wiss. Zool.* 1907, Bd 87, S. 685-724.

Jefferies R. P. S. Zur Fossilgeschichte des Ursprung der Chordaten und Echinodermen // *Zool. Jb., Anat.* 1908, Bd 103, H. 2/3, S. 285-353.

Jeffery W. Pattern formation by ooplasmic segregation in ascidian eggs // *Biol. Bull.* 1984, Vol. 166, N 2, P. 277-298.

Jeffery W. R., Swalla B. J. Evolution of alternate modes of development in ascidians // *Bio Essay*, 1992, Vol. 14, P. 219-226.

Jeffery W., Wilson L. J. Localization of messenger RNA in the cortex of *Chaetopterus* eggs and early embryos // *J. Embryol. and Exp. Morph.* 1983, Vol. 75, P. 225-239.

Jennings H. S. The early development of *Asplanchna Herricki* De Guerne // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.* 1897, Vol. 30, P. 1-267.

Jhering H. Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, 1877, 290 S.

Johannsen O. A., Butt F. H. Embryology of insects and myriapods. New York; London, 1941, 462 p.

Johnson M. H., Maro B. A. A dissection of the mechanisms generating and stabilizing polarity in mouse 8- and 16-cell blastomeres: the role of cytoskeletal elements // *J. Embryol. and Exp. Morphol.*, 1985, Vol. 90, P. 311-334.

Johnson M. H., Ziemek C. A. Cell interactions influence the fate of mouse blastomeres undergoing the transition from the 16- to 32-cell stage // *Develop. Biol.* 1983, Vol. 95, N 1, P. 211-218.

Jollie M. The origin of the chordates // *Acta zool.* 1973, Vol. 54, N 2, P. 81-100.

Jollie M. What are the "Calcichordata"? and the larger question of the origin of Chordates // *Zool. J. Linn. Soc.* 1982, Vol. 75, P. 167-188.

Joly J. La reproduction de la Salamandre terrestre // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé, 1986, T. 14, P. 18, P. 471-486.

Jones M. L., Gardiner S. L. On the early development of the vestimentiferan tube worm *Ridgeia* sp. // *Biol. Bull.* 1989, Vol. 177, P. 254-276.

Jura Cz. Embryogenesis of the alimentary system of the weevil, *Phyllobius glaucus* Scop. (Curculionidae, Coleoptera) // *Zool. Poloniae*, 1956, Vol. 7, N 2, P. 155-176.

Kadokawa Y. Morphogenetic movement of cell sheet during embryogenesis in echinoderms // *Develop. Growth and Differ.* 1983, Vol. 25, N 4, P. 402.

Kaestner A. Lehrbuch der speziellen Zoologie. Jena, 1963, T. 1, 1. Aufl. S. 981-1423.

Kaestner A. Lehrbuch der speziellen Zoologie. 2. Auflage. Jena, 1965, Bd 1, T. 1, S. 1-845.

Kahle W. De Paedogenesis der Cecidomyiden // *Zoologica (Stuttgart)*, 1988, Bd 21, S. 1-80.

Kasturirangan L. R. Placentation in the sea snake *Enhydra schistosus* (Daudin) // *Proc. Ind. Acad. Sci.* 1951a, Vol. 34, P. 1-32.

Kasturirangan L. R. The allanto-placenta of the sea snake *Hydrophis cyanocinctus* Daudin // *J. Zool. Soc. Ind.* 1951b, Vol. 3, N 3, P. 277-290.

Kathariner L. Ueber die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans* // *Zool. Jb* 1904, Suppl. 7, S. 519-550.

Kato K. On the development of some Japanese polychaetes // *Jap. J. Zool.* 1948, Vol. 8, N 4, P. 537-573.

Katsch G. Betrachtung über die Funktion der Keimblätter // *Sitzber. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Med.* 1959, N 2, S. 2-18.

Kautzsch G. Entwicklung von Spinnen Embryonen unter dem Einfluß des Experiments // *Arch. Entw.-mech.* 1910, Bd 30, S. 369-988.

Keller R. E. Vital dye mapping of the gastrula and neurula *Xenopus laevis* // *Develop. Biol.* 1975, Vol. 42, N 2, P. 222-241; 1976, Vol. 51, N 1, P. 118-137.

Keller R. E. Time-lapse cinematographic analysis of superficial cell behaviour during and prior to gastrulation in *Xenopus laevis* // *J. Morphol.* 1978, Vol. 157, N 2, P. 223-248.

Kellor R. E., Schoenwolf G. S. An SEM study of cellular morphology contact and arrangement as related to gastrulation in *Xenopus laevis* // *Roux's Arch. Develop. Biol.* 1977, Vol. 182, N 2, P. 165-186.

Keut W. B. A manual of the Infusoria. London, 1880-1882, 720 p.

Kimmel C. B., Law R. D. Cell lineage of Zebrafish blastomeres // *Develop. Biol.* 1985, Vol. 108, N 1, P. 78-93.

Kleinenberg N. The development of the earthworm *Lumbricus trapezoides* // *Quart. J. micr. Sci.* 1879, Vol. 19, P. 206-244.

Kleinenberg N. Die Entstehung des Amelids aus der Larve von *Lopadorhynchus* // *Ztschr. wiss. Zool.* 1886, Bd 44, S. 1-227.

Köhler W. Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* // *Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, 1932, Bd 24, H. 3/4, S. 582-681.

Köie M., Bresciani J. On the ultrastructure of the larva of *Kronborgia amphipodica* Christiansen and Kannevorf, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela) // *Ophelia*, 1973, Vol. 12, N 1-2, P. 171-203.

Kollmann J. Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung der mexicanischen Azolotte // *Verhandl. Natur. Ges. Basel*, 1884, Bd 7, S. 387-398.

Komai T. A note on the phylogeny of the Ctenophora // *The lower Metazoa* / Ed. E. C. Dougherty, California, 1963, P. 181-188.

Komatsu M. Development of the sea-star *Ctenopleura fisheri* // *Mar. Biol.* 1982, Vol. 66, N 2, P. 199-205.

Komatsu M., Nojima S. Development of the sea-star, *Astropecten gisselbrechti* Döderlein // *Pacific Sci.* 1985, Vol. 39, N 3, P. 274-282.

Komatsu M., Kano Y. T., Oguro C. Development of a true ovoviparous sea-star, *Asternia pseudocoronata* Hayashi // *Biol. Bull.* 1990, Vol. 179, N 3, P. 254-263.

Korn H. Annelida (einschließlich Echiurida und Sipunculida) // *Morphogenese der Tiere*, 1982, Reihe 1, LI 5, H. 1, S. 9-599.

Korschelt E. Die natürliche und künstliche Teilung des *Ctenodrilus monostylus* // *Roux's Arch. Entw.-mech.* 1919, Bd 45, S. 602-685.

Korschelt E., Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena, 1890, Spec. Theil, H. 1, 308 S.; 1893, H. 3, S. 909-1509.

Korschelt E., Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena, 1982, Bd 1, Lf. 1, 530 S.

Korschelt E., Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Theil. Jena, 1909, Lief. 3, 166 S.

Korschelt E., Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Bd 2, Abschn. 4. Jena, 1910, S. 167-895.

Korschelt E., Heider K. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena, 1936, 1314 S.

Kosiński B. Cytological and cytochemical investigations on the embryonic development of *Dendrocoelum lacteum* // *Zool. Polon.* 1966, T. 16, P. 83-96.

Kolmelski B., Kolmelski M., Croeder J. Ultrastructure of the polycerm of *Agonostomus fuscicollis* // Zoomorphologie. 1978. Bd 89, N 3, S. 279-288.

Kott P. The Australian Ascidacea. Pt. 2 // Mem. Queensland Mus. 1930. Vol. 29, pt 1, P. 1-266.

Kraczkiewicz Z. Nouvelles recherches sur l'oolithèse et la diminution dans les larves paedogénétiques de *Maistor metralas* // Compl. rend. et mem. biol., Paris, 1935. T. 119, P. 1201-1205.

Krause G. Die Etypen der Insekten // Biol. Zentralbl. 1939. Bd 59, H. 9/10, S. 485-536.

Kristein A. R. Stages in the post-hatching development of *Aplysia californica* // J. Exp. Zool. 1971. Vol. 199, N 2, P. 275-288.

Krupp D. A. Sexual reproduction and early development of the solitary coral *Fungia scutaria* (Anthozoa, Scleractinia) // Coral Reefs. 1985. Vol. 2, P. 159-164.

Kuhl W., Kuhl G. Die Dynamik der Frühentwicklung von *Sagitta setosa* // Helgoländer wiss. Meeresunters. 1965. Bd 12, N 3, S. 260-301.

Kühn A. Die Scelerung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommeri von *Polyphemus pediculus* da Geer // Zool. Jb., Anat. 1913. Bd 35, H. 2, S. 243-340.

Kühn A. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen // Erg. u. Fortsch. Zool. 1914. Bd 4, S. 1-284.

Kühn A. Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin, 1955. 506 S.

Kühnemund E. Die Entwicklung der Scheitelplatte von *Polyphemus pediculus* // Zool. Jb., Anat. 1929. Bd 50, H. 3, S. 385-432.

Kuntz A. Notes on the embryology and larval development of five species of teleostean fishes // Bull. U. S. Bur. Fish. 1916. Vol. 34, P. 409-429.

Kupelwieser H. Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes // Zoologica. 1986. Bd 19, H. 47, S. 1-58.

Kuraishi R., Osanai K. Determination of anterior-posterior axis in a starfish larvae // Bull. Mar. Biol. Stat. Savamuchi. 1988. Vol. 18, N 2, P. 67-76.

Kuraishi R., Osanai K. Structural and functional polarity of starfish blastomeres // Develop. Biol. 1989. Vol. 136, P. 304-310.

Lacalli T. C. Structure and development of the apical organ in trochophores of *Spirobranchus polycerus*, *Phyllodoce maculata* and *P. mucosa* (Polychaeta) // Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. 1981. Vol. 212, N 1109, P. 381-402.

Lacalli T. C. The nervous system and ciliary bands of Müller's larva // Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. 1982. Vol. 217, P. 37-58.

Lacalli T. C. The brain and central nervous system of Müller's larva // Can. J. Zool. 1983. Vol. 61, N 1, P. 39-51.

Lacalli T. C. Structure and organization of the nervous system in the trochophore larva of *Spirobranchus* // Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. 1984. Vol. 306, N 1126, P. 79-135.

Lacalli T. C. The larval reticulum in *Phyllodoce* (Polychaeta, Phyllodocidae) // Zoomorphologie. 1988. Vol. 108, N 1, P. 61-68.

Lacalli T. C. Structure and organization of the nervous system in the actinotroch larva of *Phoronis vanuvereensis* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1990. Vol. 327, N 1244, P. 655-697.

Lacalli T. C., West J. E. The nervous system of a pilidium larva // Can. J. Zool. 1985. Vol. 63, N 8, P. 1909-1916.

Lacalli T. C., West J. B. Ciliary band formation in the dolicharia larva of *Florometra* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1986. Vol. 96, P. 303-323.

Lameere A. L'origine de la corde dorsale // Ann. Soc. Roy. Malac. Belg. 1905. T. 40, P. XII-XIX.

Lameere A. Origine du coelome // Arch. Zool. Ital. Rendic. XI Congr. Intern. Zool. Padova. 1930. Pt 1, P. 197-206.

Ländström U., Löftrup S. Fate maps and cell differentiation in the amphibian embryo // J. Emb. and Exp. Morphol. 1979. Vol. 54, P. 113-130.

Lang A. Die Polycladen des Golfe von Neapel // Fauna und Flora des Golfe von Neapel. 1884. Monogr. 11, 684 S.

Lang A. Beiträge zu einer Trophocöltheorie // Jen. Ztschr. Naturwiss. 1903. Bd 34, S. 1-373.

Lankster E. R. On the primitive cell layers of embryo as the basis of genealogical classification of animals // Ann. Mag. Nat. Hist. 1873. Vol. 11, P. 321-330.

Lankster E. R., Willey A. The development of the atrial chamber of *Amphioxus* // Quart. J. micr. Sci. 1890. Vol. 31, N 123, P. 445-446.

Lapan E. A., Morowitz H. J. The dicyemid Mesozoa as an integrated system for morphogenetic studies // J. Exp. Zool. 1975. Vol. 193, N 2, P. 147-159.

Laska-Mehner G. Cytologische Veränderungen während der Metamorphose des Cubopolypen *Tripodalia cystophora* (Cubozoa, Carybdeidae) in die Meduse // Helgoländer Meeresunters. 1985. Bd 33, N 2, S. 129-164.

Laurent R. F. Sous Classe de Lissamphibiens // Traité de Zoologie / Ed. P.-P. Grassé. 1986. T. 14, I, 1B, P. 594-797.

Lebour M. V. Clione limacine in Plymouth waters // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1931. Vol. 17, P. 785-795.

Lechner M. Untersuchungen zur Embryonalentwicklung des Rädertiers *Asplanchna girodi* // Roux' Arch. Entw.-mech. 1966. Bd 157, S. 117-173.

Leiby R. W. The polyembryonic development of *Copidosoma gelechiae* // J. Morphol. 1922. Vol. 37, P. 195-285.

Leiby R. W., Hill V. C. The twinning and monembryonic development of *Platyaster hiemalis* // J. Agr. Res. 1923. Vol. 25, N 8, P. 337-350.

Leikola A. Hansen's node - the "organizer" of the amniotic embryo // Experimentia. 1976. Vol. 32, 1, 3, P. 259-277.

Lerache H. The anatomy of *Neophrina galathea* // Galathea Reports. 1959. Vol. 3, P. 9-71.

Lerache H., Hansen B., Madsen F. Y., Tendal O. S., Wolf T. Hada life as analyzed from photographs // Vidensk. Meddel. Dansk. Naturhist. Forening. 1976. Vol. 139, P. 263-336.

Le Moigne A. Étude du développement embryonnaire de *Polycelis nigra* (Turbellarie - Triclad) // Bull. Soc. Zool. France. 1963. T. 88, N 4, P. 403-422.

Le Moigne A. Étude du développement embryonnaire et recherches sur les cellules de régénération chez l'embryon de la Planaire *Polycelis nigra* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1966. Vol. 15, N 1, P. 39-50.

Lender T. La régénération des Planaires // Regeneration in animals and related problems / Ed. V. Kiorlsis, H. A. L. Trampusch, Amsterdam, 1965. P. 95-111; 143-148.

Lender T. Moltiplicazione asexuata et sexualizzazione chez les Planaires d'eau douce // Année biol. 1974. T. 13, N 3-4, P. 165-172.

Lenta T. L., Trinkaus J. P. A fine structural study of cytodifferentiation during cleavage, blastula, and gastrula stages of *Fundulus heteroclitus* // J. Cell Biol. 1967. Vol. 32, N 1, P. 121-138.

Lester S. M. *Cephalodiscus* sp. (Hemichordata: Pterobranchia): observations of functional morphology, behavior and occurrence in shallow water around Bermuda // Mar. Biol. 1985. Vol. 85, P. 263-268.

Lester S. M. Ultrastructure of adult gonads and development and structure of the larva of *Rhabdopleura normani* (Hemichordata: Pterobranchia) // Acta Zool. (Stockh.). 1988a. Vol. 69, P. 95-109.

Lester S. M. Settlement and metamorphosis of *Rhabdopleura normani* (Hemichordata: Pterobranchia) // Acta Zool. (Stockh.). 1988b. Vol. 69, P. 111-120.

Leuckart R. Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitsteilung in der Natur. Gießen, 1851.

Levak-Svajger B., Svajger A. Differentiation of endodermal tissues in homographs of primitive ectoderm from two-layered ret embryonic shields // Experimentia. 1971. Vol. 27, 1, 6, P. 683-684.

Lévi C. Gastrulation and larval phylogeny in sponges // The lower Metazoa / Ed. E. C. Dougherty. Berkeley; Los Angeles, 1963. P. 325-384.

L'Hardy J. P. Reproduction et développement des turbellariés *Calyptrorhynchus* // Bull. Soc. Zool. France. 1976. T. 101, N 6, P. 932.

Lillie F. R. The embryology of the Unionidae // J. Morphol. 1895. Vol. 10, P. 1-100.

Lillie F. R. Adaptation in cleavage // Biological lectures of the Mar. Biol. Lab. Woods Hole. Boston, 1898. P. 43-67.

Lillie F. R. Observation and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus* // J. Exp. Zool. 1906. Vol. 3, P. 153-268.

Lillie F. R. Development of the chick. New York, 1952. 624 p.

Lombardi J., Wourms J. P. Embryonic growth and trophotaental development in Goodenid fishes (Teleostei: Atheriniformes) // J. Morphol. 1988. Vol. 197, N 2, P. 193-208.

Long W. L. Analysis of yolk syncytium behaviour in *Salmo* and *Catostomus* // J. Exp. Zool. 1980. Vol. 214, N 3, P. 323-331.

Long W. L. Cell movements in teleost fish development // BioScience. 1984. Vol. 34, N 2, P. 84-88.

Lövén S. Jakttagelse öfver metamorphos en annelid // K. Svenska Vetensk. Skr. 1840. S. 93-97.

Løvtrup S. Morphogenesis in the amphibian embryo // Acta Zool. (Stockh.) 1966. Vol. 47, N 3, P. 209-276.

Løvtrup S. Fate maps and gastrulation in Amphibia - a critique of current views // Can. J. Zool. 1975. Vol. 53, N 4, P. 473-479.

Luckett W. P. Origin and differentiation of the yolk sac and extraembryonic mesoderm in presumptive human and rhesus monkey embryos // Amer. J. Anat. 1978. Vol. 152, P. 59-90.

Lytwyn M. W., McDermott J. J. Incidence, reproduction and feeding of *Stylochus zebra*, a polyclad turbellarian symbiont of hermit crabs // Mar. Biol. 1976. Vol. 38, N 4, P. 365-372.

Maas O. Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der *Comacurpungen* // Zool. Jb., Anat. 1893. Bd 7, S. 331-448.

Maas O. Die Keimblätter der Spongen und die Metamorphose von *Oscarella* // Ztschr. wiss. Zool. 1898. Bd 63, S. 665-679.

Maas D. Über die Einwirkung Karbonatfreier und Kalkfreier Salzlösungen auf Entwicklungsstadien der Kalkschwämme // Arch. Entw.-mech. Organismen. 1906. Bd 22, S. 581-599.

Maas O. Über den Bau des Meduseneies // Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1980. 18. Jahresversaml. S. 114-128.

Mac Bride E. W. The development of *Echinocystiscus* // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 1903. Vol. 195, P. 285-327.

Mac Bride E. M. Development of *Ophiotrix fragilis* // Quart. J. micr. Sci. 1907. Vol. 51, P. 557-606.

Mac Bride E. W. The formation of the layers in *Amphioxus* and its bearing on the interpretation

of the early ontogenetic processes on other vertebrates // Quart. J. micr. Sci. 1909. Vol. 54, N 215, P. 279-346.

MacBride E. W. Text-book of embryology. London, 1914a. 692 p.

MacBride E. W. Development of Echinocardium // Quart. J. micr. Sci. 1914b. Vol. 59, P. 471-486.

MacBride E. W. Echinoderm larvae and their bearing on classification // Nature. 1923. Vol. 111, N 2784, P. 323-324.

Mackie G. O., Bone Q. Skin impulses and locomotion in an ascidian tadpole // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1976. Vol. 56, N 3, P. 751-768.

Mahowald A. P. Oogenesis // Developmental systems: Insects / Ed. S. J. Counce, C. H. Waddington. London; New York, 1972. Vol. 1. P. 1-40.

Malaquin A. La ségrégation au cours de l'ontogénèse de deux cellules sexuelles primordiales, souches de la lignée germinale chez *Salinacina dysteri* // C. R. Acad. Sci. Paris. 1925a. T. 180, P. 324-327.

Malaquin A. Les cellules germinales (gonocytes) sont, en cours de la reproduction asexuée de *Salinacina dysteri* Huxley, le source de la prolifération blastogénétique // C. R. Acad. Sci. Paris. 1925b. T. 180, P. 873-875.

Mandaron P., Guillermet C., Sengel P. In vitro development of *Drosophila* imaginal discs: hormonal control and mechanism of evagination // Amer. Zool. 1977. Vol. 17, N 3, P. 661-670.

Mansour K. The development of the adult mid-gut of Coleopterous Insects // Bull. Fac. Sci. Egypt. Univ., Cairo. 1934. N 2, P. 1-34.

Manton S. M. On the embryology of the mysid crustacean, *Hemimysis lamornae* // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1928. Vol. 216, P. 363-463.

Manton S. M. Studies on the Onychophora. VII. The early embryonic stages of *Peripatopsis* // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1949. Vol. 233, P. 483-588.

Marchal P. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites // Arch. zool. et exp. gén. Ser. 4. 1986. T. 4, P. 485-648.

Marcum B. A., Campbell R. D. Development of *Hydra* lacking nerve and interstitial cells // J. Cell Sci. 1978. Vol. 29, P. 17-33.

Marcus E. Bryozoniers marinhos brasileiros // Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. S. Paulo, Zool. 1939. T. 3, N 13, P. 111-299.

Mariscal R. N. The adult and larval morphology and life history of the entoproct *Barentsia gracilis* // J. Morphol. 1965. Vol. 116, P. 311-338.

Mariscal R. N. Entoprocta // Reproduction of marine invertebrates / Ed. A. C. Giese, J. S. Pearse. New York, 1975. Vol. 2, P. 1-41.

Marsden J. R., Hsieh J. Ultrastructure of the eyespot in three polychaete trochophore larvae (*Annelida*) // Zoomorphology. 1987. Vol. 106, N 6, P. 361-368.

Martin F. Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers *Agynaspis* (*Encyrtus*) *luscicollis* // Ztschr. wiss. Zool. 1914. Bd 110, S. 419-479.

Martin V. J., Thomas M. B. Elimination of the interstitial cells in the planula larva of the marine hydrozoan *Pennaria tiarella* // J. Exp. Zool. 1981. Bd 217, N 3, S. 303-323.

Masterman A. T. On the Diplochora. III. The early development and anatomy of *Phoronis buskii* // Quart. J. micr. Sci. 1900. Vol. 43, P. 375-418.

Mathew A. P. Embryonic nutrition in *Lychas tricaratus* // J. Zool. Soc. India. 1960. Vol. 12, P. 220-228.

McClendon J. F. On the development of parasitic copepods // Biol. Bull. 1907. Vol. 12, P. 37-52, 53-89.

McEdward L. R. Morphometric and metabolic analysis of the growth and form of an echinopluteus // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1984. Vol. 82, N 2, 3, P. 259-287.

McEdward L. R. Comparative morphometrics of echinoderm larvae // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1984. Vol. 96, N 2, P. 267-286.

McEuen F. S., Chia F.-Sh. Larval development of a molpadid holothuroid, *Molpadia intermedia* // Can. J. Zool. 1985. Vol. 63, N 11, P. 2553-2559.

McEuen F. S., Chia F.-Sh. Development and metamorphosis in two psolid sea cucumbers, *Psolus chitonoides* and *Psolidium bullatum*. // Marine Biol. 1991. Vol. 109, P. 267-279.

McMurrich J. P. Embryology of the isopod Crustacea // J. Morphol. 1895. Vol. 11, P. 63-154.

McMurrich J. P. Cerintharia // Siboga Expnd. 1910. Moagr. 15a.

Mead A. D. The early development of marine annelids // J. Morphol. 1897. Vol. 13, P. 227-326.

Medawar P. B. Asymmetry of larval *Amphioxus* // Nature. 1951. Vol. 167, N 4256, P. 852-853.

Meisenheimer J. Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* // Ztschr. wiss. Zool. 1901. Bd 69, S. 1-137.

Meigner H. Die Ei- und Embryonalentwicklung von *Eudendrium racemosum* // Zool. Jb., Anat. 1957. Bd 76, H. 1, S. 64-164.

Metcalf M. Contribution to the embryology of *Chiton* // Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. 1893. Vol. 5, P. 249-267.

Meyer A. Die Furchung nebst Eibildung, Reifung und Befruchtung des *Gigantorhynchus gigas* // Zool. Jb., Anat. 1928. Bd 50, S. 117-218.

Meyer A. Die Entwicklung der Nephridien und Gonoblasten bei *Tubifex rivulorum* // Ztschr. wiss. Zool. 1929. Bd 133, S. 517-562.

Meyer A. Urdarm, Hautbahn und plasmodiale Entwicklung der Larve von *Neoechinorhynchus* // Zool. Jb., Anat. 1931. Bd 53, S. 103-126.

Minchin E. A. Larva and postlarval development of *Leucosolenia variabilis* // Proc. Roy. Soc. 1896. Vol. 6, F. 42-52.

Minchin E. A. Sponges - phylura Porifera // Treatise on Zoology / Ed. E. Ray Lankester. 1900. T. 2, P. 1-178.

Mintz B. Formation genetically mosaic mouse embryos, and early development of lethal ($l^{12}l^{12}$)-normal mosaics // J. Exp. Zool. 1964. Vol. 157, P. 273-292.

Mladenov P. V. Unusual lecithotrophic development of the Caribbean brittle star *Ophiotrix oerteri* // Mar. Biol. 1979. Vol. 55, N 1, P. 55-62.

Mladenov P. V. Development and metamorphosis of the brittle star *Ophiocoma pumila* // Biol. Bull. 1985. Vol. 168, N 2, P. 285-295.

Modak S. P. Analyse expérimentale de l'origine de l'endoblaste embryonnaire chez les Oiseaux // Per. Suisse Zool. 1966. T. 73, f. 4, P. 877-908.

Montgomery T. Development and structure of the larva of *Paragordius* // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1984. Vol. 56, P. 738-755.

Morgan T. Growth and metamorphosis of *Tornaria* // J. Morphol. 1891. Vol. 5, P. 407-458.

Morgan T. Development of *Balanoglossus* // J. Morphol. 1894. Vol. 9, P. 1-85.

Morgan T. H. Experimental embryology. New York, 1927. 757 p.

Morgan T. H. The formation of the antipolar lobe in *Ilyanassa* // J. Exp. Zool. 1933. Vol. 64, P. 433-467.

Morgan T. H. The rhythmic changes in form of the isolated antipolar lobe of *Ilyanassa* // Biol. Bull. 1935. Vol. 68, P. 296-299.

Morgan T. H., Tyler A. The relation between entrance point of the spermatozoon and bilaterality of the egg of *Chaetopterus* // Biol. Bull. 1930. Vol. 74, P. 401-402.

Morrill J. B., Blair C. A., Larsen W. J. Regulative development in the pulmonate gastropod *Lymnaea palustris*, as determined by deletion experiments // J. Exp. Zool. 1973. Vol. 183, P. 47-55.

Mortensen T. Zur Anatomie und Entwicklung der *Cucumaria glacialis* // Ztschr. wiss. Zool. 1894. Bd 57, S. 704-732.

Mortensen T. Die Echinodermenlarven der Plankton-Expedition // Ergebn. Plankton-Exped. der Humboldt-Stiftung. 1898. Bd 2, N 28, S. 1-120.

Mortensen T. Studies in the development of Crinoids // Papers from Dep. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington. 1920. Vol. 16, P. 1-94.

Mortensen T. Studies of the development and larval forms of echinoderms. Copenhagen, 1921. 266 p.

Mortensen T. The echinoderm larvae and their bearing on classification // Nature. 1922. Vol. 110, P. 806-807; 1923. Vol. 111, P. 322.

Mortensen T. Contributions to the study of development and larval forms of Echinoderms // Mém. Acad. Sci. Lettr. Danemark, 9 sér. 1937. T. 7, N 1, P. 1-65; 1938. T. 7, N 3, P. 1-60.

Mossman H. W. Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures // Contrib. Embryol. Carnegie Inst. Washington. 1937. Vol. 26, P. 129-246.

Motomura I. Über den Anlageplan und die Kinematik der Frühentwicklung bei *Hynobius* // Sci. Repts. Tohoku Univ. Ser. 4. 1932. Vol. 7, P. 383-410.

Müller H. Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala* // Zoologica. 1903. Bd 17, H. 41, S. 1-30.

Müller J. Ueber eine eigentümliche Wurmlarve aus der Klasse Turbellarien // Müller's Arch. Anat. Phys. 1850. S. 485-500.

Müller W. A. Release and control of the metamorphosis of lower invertebrates // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsf. 1979. Beih. 1, S. 160-165.

Mulnard J. Contribution à la connaissance des enzymes dans l'ontogénèse. Les phosphomonoestérases acide et alcaline dans le développement du rat et de la souris // Arch. Biol. 1955. T. 65, P. 525-685.

Mulnard J. Les mécanismes de la régulation aux premiers stades de développement des Mammifères // Bull. Soc. Zool. France. 1966. T. 91, N 3, P. 253-277.

Mulnard J. Analyse microcinématographique du développement de l'oeuf de souris de stade II au blastocyste // Arch. Biol. 1967. T. 70, P. 107-138.

Mulnard J., Pasteels J. J. Le développement des Mammifères Euthériens du stade individu à la jeune neurula // Traité de Zoologie / Ed. P.-P. Grassé. 1982. T. 17, f. 7, P. 83-164.

Naef A. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken // Ergebn. Fortsch. Zool. 1913. Bd 3, S. 329-462.

Nair G. On the embryology of the isopod *Isona* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1956. Vol. 4, N 1, P. 1-33.

Nakamura O. Die Entwicklung der hinteren Körperhälfte bei Urodelen // Annot. Zool. Jap. 1942. Vol. 21, N 4, P. 169-235.

Nakatsuji N. Studies on the gastrulation of amphibian embryos: pseudopodia in the gastrula of *Bufo* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1974. Vol. 32, N 3, P. 795-804.

Nakauchi M., Takeshita T. Ascidian one half embryos can develop into functional adult ascidians // J. Exp. Zool. 1983. Vol. 227, P. 155-158.

- Needham J. Chemical embryology. Cambridge, 1931. 2019 p.
- Nelson J. A. The early development of *Dinophytus* // *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 1904. Vol. 56. P. 687-737.
- Nelson S. H., McClay D. R. Cell polarity in sea urchin embryos: reorientation of cells occurs quickly in aggregates // *Develop. Biol.* 1988. Vol. 127, N 2. P. 233-247.
- Neumann G. Cyclomyaria // *Kükenthal-Krumbach's Handbuch der Zoologie*. 1935. Bd 5, Lf. 4. S. 324-400.
- Newby W. W. The embryology of Echinoid worm *Urechis caupo* // *Mem. Amer. Philos. Soc.* 1940. Vol. 16. P. 1-219.
- Newell G. F. The life history of *Clymenella torquata* // *Proc. Zool. Soc. London*. 1951. Vol. 121. P. 561-586.
- Newman H. H., Patterson J. T. The development of the ninebanded armadillo from the primitive streak stage to birth: with especial reference to the question of specific polyembryony // *J. Morphol.* 1918. Vol. 21. P. 359-423.
- Newton W. O. Gastrulation in the turbellarian *Hydrotima grisea* // *Biol. Bull.* 1970. Vol. 139. P. 539-548.
- Nicolet G. Arian gastrulation // *Adv. Morphogen.* 1971. Vol. 9. P. 231-262.
- Nicosia S. V., Wolf D., Imma M. Cortical granule distribution and cell surface characteristics in mouse eggs // *Develop. Biol.* 1977. Vol. 57. P. 56-74.
- Nielsen C. On the life-cycle of some Loxosomatidae // *Ophelia*. 1966. Vol. 3. P. 221-242.
- Nielsen C. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans // *Ophelia*. VIII. Vol. 7. P. 217-256.
- Nielsen C. Entoproct life-cycles and the Entoproct-Ectoproct relationship // *Ophelia*. 1971. Vol. 9. P. 209-341.
- Nielsen C. The relationships of Entoprocta, Ectoprocta and Phoronida // *Amer. Zool.* 1977. Vol. 17. P. 149-150.
- Nielsen C. Laval ciliary bands and metazoan phylogeny // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsf.* 1979. Bei. 1. S. 178-184.
- Nielsen C. Notes on a Zoantina-larva (Cnidaria) // *Vidensk. Medd. Naturhist. Foren.* 1984. Vol. 145. P. 53-60.
- Nielsen C. Animal phylogeny in the light of the trochaea theory // *Biol. J. Linn. Soc.* 1985. Vol. 25. P. 243-299.
- Nielsen C. Structure and function of metazoan ciliary bands and their phylogenetic significance // *Acta Zool. (Stockh.)*. 1987. Vol. 68, N 4. P. 205-262.
- Nielsen C. The development of the brachiopod *Crania (Nucrania) anomala* (O. F. Müller) and its phylogenetic significance // *Acta Zool. (Stockh.)*. 1991. Vol. 72, N 1. P. 7-28.
- Nielsen C., Nørrevang A. The trochaea theory - an example of life cycle phylogeny // The origin and relationship of lower invertebrates / Eds. S. C. Morris, J. D. Garga, R. Gibson, H. M. Platt. 1985. P. 28-41.
- Nieuwkoop P. D. The formation of the mesoderm in urodelean amphibians // *Roux'Arch. Entw.-mech.* 1969. Bd 169, H. 4. S. 341-373.
- Nieuwkoop P. D. The „organization centers" of the amphibian embryo // *Adv. Morphogenesis*. 1973. Vol. 10. P. 1-39.
- Nieuwkoop P. D., Florschütz P. A. Quelques caractères spéciaux de la gastrulation et de la neurulation de l'oeuf de *Xenopus laevis* // *Arch. Biol.* 1958. T. 61. P. 113-150.
- Nieuwkoop P. D., Ubbels G. A. The formation of the mesoderm in urodelean amphibians // *Roux'Arch. Develop. Biol.* 1972. Vol. 169, N 3. P. 185-199.
- Nigon V., Guerrier R., Monin H. L'architecture polaire de l'oeuf et les mouvements des constituants cellulaires au cours des premières étapes du développement chez quelques Nématodes // *Bull. Biol. France-Belg.* 1960. T. 94. P. 130-202.
- Nikolei E. Untersuchungen über den Generationswechsel bei pädogenetischer Gallmücken // *Rev. Suisse Zool.* 1958. Bd 65, N 23. S. 390-396.
- Nishida H. Cell lineage analysis in ascidian embryos by intracellular injection of a tracer enzyme. III. Up to the tissue restricted stage // *Develop. Biol.* 1987. Vol. 121. P. 526-541.
- Nishida H., Satoh N. Cell lineage analysis in ascidian embryos by intracellular injection of a tracer enzyme. I. Up to the Eight-cell stage // *Develop. Biol.* 1983. Vol. 99. P. 382-394.
- Nishida H., Satoh N. Cell lineage analysis in ascidian embryos by intracellular injection of a tracer enzyme. II. The 16- and 32-cell stages // *Develop. Biol.* 1985. Vol. 110. P. 440-454.
- Nishida H., Satoh N. Determination and regulation in the pigment cell lineage of the ascidian embryo // *Develop. Biol.* 1989. Vol. 132 (Suppl.). P. 355-367.
- Noite W. Annelidenlarven // *Nordisches Plankton*. 1938. Bd 10, Lf. 24. S. 171-282.
- Noskiewicz J., Poluczynski G. Embryologische Untersuchungen an Strepsipteren. I. Embryogenese der Gattung *Stylops* Kirby // *Bull. internat. l'Acad. Polonaise. Sci. Lettr., Kl. Sci. Math.-Natur. ser. B.* 1977. Vol. 3. P. 1093-1226.
- Noskiewicz J., Poluczynski G. Embryologische Untersuchungen an Strepsipteren. II. Polyembryonie // *Zool. Polon.* 1935. T. 1. P. 53-94.
- Novák V. Insectenhormone. Prag, 1959. 283 p.
- (Novák V.) Новак В. Я. В. Принципы социогенеза и эволюция метамерных животных // *Морфологические исследования животных*. М., 1985. С. 129-143.
- (Novák V.) Новак В. Я. В. Стробилиционный теория филогенеза метамерных животных с точки зрения современной биологии // *Журн. общ. биол.* 1992. Т. 53. С. 340-349.
- Novikoff A. B. Morphogenetic substances or organizers in annelid development // *J. Exp. Zool.* 1940. Vol. 85. P. 127-151.
- Nussbaum J., Omer M. Embryonalentwicklung des *Lineus ruber* // *Ztschr. wiss. Zool.* 1913. Bd 107. S. 76-197.
- Nüßlein-Volhard Ch. Musterbildung im *Drosophila*-Embryo // *Nova Acta Leopoldina*. 1992. NF. Bd 67, N 281. S. 267-283.
- Nyholm K. G. Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantharien und Aktinien // *Zool. Bidrag. Uppsala*. 1942-1944. Bd 22. S. 87-248.
- Oguro C. Evolution of the development and larval types in Asteroids // *Zool. Sci. (Japan)*. 1989. Vol. 6, N 2. P. 99-110.
- Oishi S. Studies on the teloblasts in decapod embryo // *Embryologia*. 1959. Vol. 4. P. 283-309.
- Oka H. Metamorphosis of *Polycitor mutabilis* (Ascidiae compositae) // *Annot. Zool. Jap.* 1943. T. 22. P. 54-58.
- Okada Y. K. Développement post-embryonale de la Physalie // *Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ.* 1932. Ser. B. T. 8. P. 1-20.
- Okada Y. K. La stolonisation et les caractères sexuels du stolon chez les Syllidiens Polychètes // *Jap. J. Zool.* 1937. T. 7. P. 441-489.
- Olsen H. Development of *Ophiopholis aculeata* // *Bergens Mus. Arbok Naturv. Renke*. 1942. N 6. P. 5-107.
- Olsson R. Primitive coronet cells in the brain of *Oikopleura* (Appendicularia, Tunicata) // *Acta Zool. (Stockh.)*. 1975. Vol. 56, N 2. P. 155-161.
- Onoda K. Development of *Helicidaris crassispina* // *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.* 1931. T. 7. P. 103-134.
- Onoda K. Development of some Japanese echinoids // *Jap. J. Zool.* 1936. T. 6. P. 637-654.
- Oppenheimer J. M. Processes of localization in developing *Fundulus* // *J. Exp. Zool.* 1936. Vol. 73, N 3. P. 405-444.
- Oppenheimer J. M. Organization of the teleost blastoderm // *Quart. Rev. Biol.* 1947. Vol. 22, N 2. P. 105-118.
- Oppenheimer J. M. Fifty years of *Fundulus* // *Quart. J. micr. Sci.* 1979. Vol. 54, N 4. P. 385-395.
- Ortolani G. Risultati definitivi sulla distribuzione dei territori presuntivi degli organi nei germi di Ascidie // *Pubbli. Staz. Zool. Napoli*. 1954. T. 25, N 1. P. 161-187.
- Osterud H. Development of *Leptasterias hexactis* // *Publ. Puget. Sound Biol. Stat.* 1918. Vol. 2. P. 1-5.
- Pace R. M. On the early stages in the development of *Flustrella hispida* // *Quart. J. micr. Sci.* 1906. Vol. 50. P. 435-470.
- Panigel M. Les annexes embryonnaires et le placenta des Mammifères // *Traité de Zoologie* / Eds P.-P. Grassé, J. Banoit. 1982. T. 16, f. 7. P. 215-296.
- Parameswaran K. N. The foetal membranes and placentation of *Enhydra dussumieri* // *Proc. India Acad. Sci. Ser. B*. 1962. Vol. 56, N 5. P. 382-327.
- Parker H. L. Macrocentrus gilvensis Ashmead a polyembryonic braconid parasite in the European corn borer // *U. S. Dept. Agr. Tech. Bul.* 1931. N 230. P. 1-62.
- Pasteels J. Études sur la gastrulation des Vertébrés méroblastiques. I. Téléostéens // *Arch. Biol.* 1936. T. 47. P. 205-308.
- Pasteels J. Études sur la gastrulation des Vertébrés méroblastiques. III. Oiseaux et conclusions générales // *Arch. Biol.* 1937. T. 48. P. 381-488.
- Pasteels J. Un aperçu comparatif de la gastrulation chez les cordés // *Biol. Rev.* 1940. Vol. 15, N 1. P. 59-106.
- Pasteels J. New observations concerning the maps of presumptive areas of the young amphibian gastrula (*Amblystoma* and *Discoglossus*) // *J. Exp. Zool.* 1942. Vol. 89. P. 255-281.
- Pasteels J. Les Oiseaux. Développement embryonnaire // *Traité de Zoologie* // Ed. P.-P. Grassé. 1950. T. 15. P. 179-520.
- Pasteels J. La formation de l'endofille et de l'ontoblaste vitelline chez les Reptiles, Chéloniens, Lacertiliens // *Acta anat.* 1957. Vol. 30. P. 601-612.
- Pasteels J. Développement des Agnathes // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris. 1950. T. 13. P. 106-144.
- Pasteels J. The morphogenetic role of the cortex of the amphibian egg // *Adv. Morphogen.* 1964. Vol. 3. P. 363-388.
- Pasteels J. Reptiles. Développement embryonnaire // *Traité de Zoologie* / Ed. P.-P. Grassé. Paris. 1978. T. 14. P. 893-972.
- Pasteels J. La gastrulation des Vertébrés revue et corrigée depuis cinquante ans // *Arch. Biol.* 1980. T. 91, N 2. P. 193-221.
- Patten W. The embryology of *Patella* // *Arb. Zool. Inst. Wien*. 1886. Bd 6, H. 2. S. 149-174.
- Patten W. The embryology of the vertebrates and their kin. Philadelphia, 1912. 486 p.
- Patterson J. T. On gastrulation and the origin of primitive streak in the pigeon's egg. // *J. Morphol.* 1909. Vol. 20. P. 65-124.

- Patterson J. T. Polyembryonic development in *Tatusia novemcosta* // J. Morphol. 1913. Vol. 24, N 4. P. 559-562.
- Patterson J. T. The development of *Paracrepidomopsis* // J. Morphol. 1921. Vol. 36, N 1. P. 1-69.
- Penners A. Die Furchung von *Tubifex rivulorum* // Zool. Jb., Anat. 1922. Bd 43. S. 323-368.
- Penners A. Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum* // Zool. Jb., Anat. 1924. Bd 45. S. 251-308.
- Penners A. Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von *Tubifex rivulorum* // Ztschr. wiss. Zool. 1934. Bd 145. S. 220-260.
- Pennington J. T., Strathmann R. R. Consequences of the calcite skeletons of planctonic echinoderm larvae for orientation, swimming, and shape // Biol. Bull. 1990. Vol. 179, N 1. P. 121-133.
- Percival E. A contribution to the life-history of the brachiopod *Terebratella inconspicua* // Trans. Roy. Soc. N. Z. 1944. Vol. 74. P. 1-23.
- Percival E. A contribution to the life-history of the brachiopod *Tegulorhynchus nigriscans* // Quart. J. micr. Sci. 1960. Vol. 101. P. 439-458.
- Perrier E. Les colonies animales et la formation des organismes. Paris, 1898. 797 p.
- Pflüglfelder O. Entwicklung von *Paraperipatus amboinensis* // Zool. Jb., Anat. 1948. Bd 69, H. 4. S. 435-558.
- Pflüglfelder O. Entwicklungsphysiologie der Insekten. Leipzig, 1958. 333 S.
- Pisano A. Lo sviluppo dei primi due blastomeri separati dell' Uovo di Ascidie // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. 1949. T. 22, f. 1. P. 11-26.
- Plenk H. Die Entwicklung von *Cistella oenopolitana* // Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, 1913. Bd 20. S. 93-108.
- Portmann A. Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei *Loligo vulgaris* // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1926. Bd 5. S. 406-423.
- Portmann A. La métamorphose "abritée" de *Fusus* // Rev. Suisse Zool. 1955. T. 62, f. supplém. P. 236-252.
- Portmann A., Bidder A. M. Yolk-absorption in *Loligo* and the function of the embryonic liver and pancreas // Quart. J. micr. Sci. 1928. Vol. 72. P. 301-324.
- Potswald H. E. The relationship of early oocytes to putative neoblasts in the serpulid *Spirorbis borealis* // J. Morphol. 1972. Vol. 137, N 2. P. 215-228.
- Potts F. A. On the Rhizocephalan genus *Thompsonia* and its relation to the evolution of the group // Papers Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington. 1915. Vol. 8. P. 3-32.
- Pray F. A. Studies of the early development *Monostyla cornuta* // Trans. Amer. micr. Soc. 1965. Vol. 84, N 2. P. 210-216.
- Prouho H. Recherches sur la larve de *Flustrella hispida* // Arch. zool. et exp. gén. Ser. 2. 1898. T. 8. P. 409-459.
- Prouho H. Contribution à l'histoire de Bryozoaires // Arch. zool. et exp. gén. Ser. 2. 1892. T. 10. P. 557-656.
- Rao K. Development of *Glandiceps* // J. Morphol. 1953. Vol. 93. P. 1-17.
- Rattenbury J. C. The embryology of *Photopsis viridis* // J. Morphol. 1954. Vol. 95, N 2. P. 289-334.
- Raven C. P. Morphogenesis. The analysis of Molluscan development. London, 1958. 310 p.
- Raven C. P. Oogenesis. Oxford, 1961. 274 p.
- (Raven Ch.) Рабен К. Оогенез. М., 1964. 306 с.
- Raven C. P. Transmission d'informations du parent à l'oeuf par cellules folliculaires chez la limnée // Bull. Soc. Zool. France. 1972(73). T. 97, N 3. P. 225-232.
- Raven C. P. Morphogenetic analysis of spiralian development // Amer. Zool. 1976. Vol. 16, N 3. P. 395-403.
- Reed C. G. Larval attachment by eversion of the internal sac in the marine bryozoan *Bowerbankia gracilis* // Acta zool. (Stockh.). 1984. Vol. 65, N 4. P. 227-238.
- Reed C. G. Organization of the nervous system and sensory organs in the larva of the marine bryozoan *Bowerbankia gracilis* // Acta Zool. (Stockh.). 1988. Vol. 69, N 3. P. 177-194.
- Reed C. G., Cloney R. A. The larval morphology of the marine bryozoan, *Bowerbankia gracilis* // Zoomorphology. 1982. Vol. 100. P. 23-54.
- Reed C. G., Woollacott R. M. Mechanism of rapid morphogenetic movements in the metamorphosis of bryozoan *Bugula neritima* // J. Morphol. 1983. Vol. 177, N 2. P. 127-143.
- Reed C. G., Ninos J. M., Woollacott R. M. Bryozoan larvae as mosaic of multifunctional ciliary fields: ultrastructure of the sensory organs of *Bugula stolonifera* // J. Morphol. 1988. Vol. 197, N 2. P. 127-145.
- Rees W. J. The evolution of the Hydrozoa // The Cnidaria and their evolution / Ed. W. J. Rees. 1966. P. 199-222.
- Reeve W. J. D. Cytoplasmic polarity develops at compaction in rat and mouse embryos // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1981. Vol. 62. P. 351-367.
- Reeve W. J., Ziomek C. A. Distribution of microvilli on dissociated blastomeres from mouse embryos // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1981. Vol. 62. P. 339-350.
- Reichenbach H. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses // Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt. 1888. Bd 14. S. 1-137.
- Reisinger E. Die Gattung *Rhynchocoelax* // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1924. Bd 1. S. 1-37.
- Reisinger E., Cichocki J., Erlach R., Szykowitz T. Ontogenetische Studien an Turbellarien. I // Ztschr. zool. Syst. Evolutionsf. 1974. Bd 12, H. 3. S. 161-195.
- Reisinger E., Cichocki J., Erlach R., Szykowitz T. Ontogenetische Studien an Turbellarien. II // Ztschr. zool. Syst. Evolutionsf. 1976. Bd 12, H. 4. S. 241-278.
- Remane A. Rotatoria // Bronn's Klassen und Ordn. d. Tierreichs. 1932. Bd 4, Abt. 2. Buch 1. 8. 1-575.
- Remane A. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // Verhand. Dtsch. Zool. Ges. (Zool. Anz.) 1950. Suppl. 14. S. 16-23.
- Remane A. Zur Metamerie, Metamerismen und Metamerization bei Wirbeltieren // Zool. Anz. 1963. Bd 170, H. 11-12. S. 482-502.
- Rempel J. G. The embryology of the black widow spider, *Latrodectus mactans* // Can. J. Zool. 1957. Vol. 35. P. 35-74.
- Reverberi G. Quelques nouvelles recherches expérimentales sur le développement du Ctenophores // Année biol. 1966. T. 5. P. 375-390.
- Reverberi G. La mécanique du développement de l'oeuf des ascidies // Année biol. 1968. T. 7. P. 557-576.
- Reverberi G. Il primo lobo polare dell'uovo di *Dentalium* al microscopio elettronico // Atti Accad. naz. Lincei Rend., Cl. sci. fis., mat. e natur. 1969(70). Vol. 47, N 6. P. 557-560.
- Reverberi G. Ctenophores // Experimental embryology of marine and fresh-water invertebrates / Ed. G. Reverberi. Amsterdam; London, 1971. P. 85-183.
- Reverberi G., Ortolani G. Nuove ricerche sullo sviluppo dell'uovo dei ctenofori // Riv. biol. 1965. Vol. 58, N 2-3. P. 113-137.
- Rice M. E. Sipuncula // Reproduction of marine invertebrates / Eds. A. Giese, J. Pearse. New York, 1975. Vol. 2. P. 67-127.
- Rice M. E. Morphological and behavioral changes at metamorphosis in the Sipuncula // Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae / Eds. F.-Sh. Chia, M. E. Rice. Elsevier, New York, 1978. P. 83-102.
- Rice M. E. Observations on development and metamorphosis of *Siphonostoma cumanense* with comparative remarks on *Sipunculus nudus* // Bull. Mar. Sci. 1988. Vol. 42, N 1. P. 1-15.
- Richards A. G., Miller A. Insect development analyzed by experimental methods: a review // J. N. Y. Entom. Soc. 1937. Vol. 45. P. 1-60, 149-210.
- Rittenhouse S. The embryology of *Stomatopoda apicata* // J. Exp. Zool. 1910. Vol. 9, N 2. P. 333-348.
- Robert A. Recherches sur le développement des Troques // Arch. zool. exp. et gén. Ser. 3. 1982. T. 10. P. 269-538.
- Robertson A. Embryology and embryonic fission in genus *Crista* // Univ. Calif. Publ., Zool. 1903. Vol. 1. P. 115-156.
- Robertson C. W. The metamorphosis of *Drosophila melanogaster* // J. Morphol. 1936. Vol. 59. P. 351-392.
- Romanoff A. L., Romanoff A. J. The avian egg. New York, 1949. 948 p.
- Rosenquist G. C. A radioautographic study of labelled grafts in chick blastoderm // Contrib. Embryol. Carnegie Inst. Washington. 1966. Vol. 38, N 262. P. 71-110.
- Ruckert J. Die erste Entwicklung der Eier der Elasmobranchier // Festschr. zum 50-jährigen Geburtstag von C. Kupffer. 1899. S. 581-704.
- Rullier F. Développement du Serpulen *Mercierella enigmatica* // Actual. Sci. et Industr. 1955. T. 6, N 2. P. 225-240.
- Runnström J. Über Selbstdifferenzierung und Induction bei dem Snelgelkeim // Arch. Entw.-mech. 1929. Bd 117. S. 123-145.
- Runnström J. Kurze Mitteilung zur Physiologie der Determination des Snelgelkeimes // Arch. Entw.-mech. 1933. Bd 129. S. 442-444.
- Runnström J. The vitelline membrane and cortical particles in sea-urchin eggs and their function in maturation and fertilization // Adv. Morphogen. 1966. Vol. 5. S. 222-325.
- Runnström S. Entwicklung von *Leptosynapta ichneumon* // Bergens Mus. Aarbok. 1927(1928). Bd 1. S. 1-80.
- Ruppert E. E. A review of metamorphosis of turbellarian larvae // Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae / Eds. F.-Sh. Chia, M. E. Rice. Elsevier, 1978. P. 65-81.
- Ruppert E., Balser E. J. Nephridia in the larvae of hemichordates and echinoderms // Biol. Bull. 1906. Vol. 171, N 1. P. 188-196.
- Rybicka K. Embryogenesis in Cestodes // Adv. Parasitol. 1966. Vol. 4. P. 107-186.
- Sacarrão G. F. The meaning of gastrulation // Arquiv Mus. Bocage (Lisboa). 1952. Vol. 23. P. 47-60.
- Sacarrão G. F. Sur la formation des femelles germinatives des Cephalopodes // Arquiv Mus. Bocage (Lisboa). 1953. Vol. 24. P. 21-64.
- Sacks M. Observations on the embryology of a gastropod, *Lepidodermella squamata* // J. Morphol. 1955. Vol. 96, N 3. P. 473-495.
- Saller U., Weissenfels N. The development of *Spongilla lacustris* from the oocyte to the free larva // Zoomorphology. 1985. Vol. 105, N 6. P. 367-374.

- Salvini-Plawen L. Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken // Ztschr. wiss. Zool. 1972. Bd 184, S. 205-394.
- Salvini-Plawen L. Phylogenetischer Status und Bedeutung der mesenchymalen Bilateria // Zool. Jb., Anat. 1980a. Bd 103, H. 2/3. S. 354-373.
- Salvini-Plawen L. Was ist eine Trochophore? Eine Analyse der Larventypen mariner Protostomier // Zool. Jb., Anat. 1980b. Bd 103, H. 2/3. S. 389-423.
- Salvini-Plawen L. A pedomorphic origin of the oligomeric animals? // Zool. Scripta. 1982. Vol. 11, N 2. P. 77-81.
- Salvini-Plawen L., Spöck H. Zur Homologie der Keimblätter // Ztschr. zool. Syst. Evolutionsf. 1979. Bd 17, H. 2. S. 10-30.
- Sandig M., Dohle W. The cleavage pattern in the leech *Theromyzon tessulatum* (Hirudinea, Geosiphonidae) // J. Morphol. 1988. Vol. 196. P. 217-252.
- Sawada T., Schatten G. Effects of cytoskeletal inhibition on haplasmic segregation and microtubule organisation during fertilisation and early development in ascidian *Molgula* // Develop. Biol. 1989. Vol. 132, N 2. P. 331-342.
- Saxén L., Toivonen S. Primary embryonic induction. London, 1962. 271 p.
- Schaunland H. Die Entwicklung der Eihäute der Reptilien und Vögel // Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere / Ed. O. Hertwig. 1906. Bd 1. S. 177-234.
- Schleip W. Die Entwicklung zentrifugierter Eier von *Clepsine sezoculata* // Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1914. Bd 24. S. 236-253.
- Schleip W. Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig, 1929. 914 S.
- Schmidt F. Die Furchung und die Keimblätterbildung der Stylomatophoren // Zool. Jb., Anat. 1894. Bd 7. S. 680-717.
- Schmetter M. Morphologische Untersuchungen über des Differenzierungszentrum in des Embryonalentwicklung der Honigbiene // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1934. Bd 29. S. 114-195.
- Scholl G. Embryologische Untersuchungen an Tanaisiidae // Zool. Jb., Anat. 1963. Bd 88. S. 500-554.
- Schroeder P. C., Hermans C. O. Annelida: Polychaeta // Reproduction of marine invertebrates / Eds A. C. Giese, J. S. Pease. 1975. Vol. 3. P. 1-219.
- Schroeder T. E. Développement of a „primitive“ sea urchin (*Eucidaris tribuloides*) // Biol. Bull. 1981. Vol. 161, N 1. P. 141-151.
- Schroeder T. E. Contact-independent polarization of the cell surface and cortex of free sea urchin blastomeres // Develop. Biol. 1988. Vol. 125, N 2. P. 255-264.
- Schulze F. E. Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* // Ztschr. wiss. Zool. 1875. Bd 25. Suppl. 3. S. 247-280.
- Schwind J. L. Tissue specificity at the time of metamorphosis in frog larvae // J. Exp. Zool. 1933. Vol. 66. P. 1-14.
- Sedgwick A. On the origin of metameric segmentation // Quart. J. micr. Sci., N. S. 1884. Vol. 24. P. 43-82.
- Seeliger O. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoideen // Zool. Jb., Anat. 1892. Bd 6. S. 161-444.
- Segrove F. The development of the Serpulid, *Pomatoceros triquetor* L. // Quart. J. micr. Sci. 1941. Vol. 82. P. 467-540.
- Seidel F. Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus* L. // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1924. Bd 1. S. 429-506.
- Seidel F. Die Entwicklungsfähigkeit isolierter Furchungszellen aus dem Ei des Kaninchens *Oryctolagus cuniculus* // Roux' Arch. Entw.-mech. 1960a. Bd 152, H. 1. S. 43-130.
- Seidel F. Körpergrundgestalt und Keimstruktur // Zool. Anz. 1960b. Bd 164, H. 7-10. S. 245-305.
- Seidel F. Einleitung zum Gesamtwerk morphogenetische Arbeitsmethoden und Begriffssysteme // Morphogenese der Tiere / Ed. F. Seidel. 1978. Lf. 1. S. 11-67.
- Seilern-Aspang F. Die Entwicklung von *Macrostomum appendiculatum* // Zool. Jb., Anat. 1957. Bd 76. S. 311-330.
- Seilern-Aspang F. Entwicklungsgeschichtliche Studien an paludicolen Tricladen // Arch. Entw.-mech. 1958. Bd 150. S. 425-480.
- Seitz K. A. Normale Entwicklung des Arachniden-Embryos *Cuplaaninus salet* // Zool. Jb., Anat. 1966. Bd 83. S. 327-447.
- Selenka B. Zur Entwicklung der Holothurien // Ztschr. wiss. Zool. 1876. Bd 27. S. 155-179.
- Selwood L., Young G. J. Cleavage in vivo and its culture in the dasyurid marsupial *Antechinus stuartii* // J. Morphol. 1983. Vol. 176. P. 43-60.
- Selys-Longchamps M., de. Phoronis // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1907. Bd 30. S. 1-280.
- Sembrat K. Studies on the cleavage of the rat egg // Zool. Polonae. 1955. Vol. 6, N 2. P. 139-181.
- Semon R. Die Entwicklung der Synapta digitata und Stammesgeschichte der Echinodermen // Jen. Ztschr. Naturwiss. 1888. Bd 22. S. 175-289.
- Sensenbaugh T. Ultrastructure of apical sensory organs in aquatic invertebrate larvae // Acta univ. Upsal. Comp. Summ. Uppsala Diss. Fac. Sci. 1986. N 34. P. 1-31.
- Sensenbaugh T. Ultrastructural observations on the larva of *Loxosoma pectinaria* // Acta Zool. 1987. Vol. 60, N 3. P. 135-145.
- Shankland M. Positional determination of supernumerary blast cell death in the leech embryo // Nature. 1984. Vol. 307, N 5951. P. 541-543.
- Shankland M. Leech segmentation: cell lineage and the formation of complex body pattern // Develop. Biol. 1991. Vol. 144. P. 221-231.
- Shearer C. The development of the trochophore of *Hydroides (Eupomatus) uncinatus* // Quart. J. micr. Sci. 1911. Vol. 56, pt 3. P. 543-590.
- Shim R. Reptilian viviparity in cold climates // Oecologia. 1983. Vol. 57, N 3. P. 397-405.
- Shine R. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum // Herpetologica. 1983. Vol. 39. P. 1-8.
- Shine R. The evolution of viviparity in Reptiles // Biology of Reptiles / Eds C. Gans, F. Billett. 1985. Vol. 15. P. 605-684.
- Shine R. The evolution of viviparity: ecological correlates of reproductive mode within a genus of Australian snakes (*Pseudachis*: Elapidae) // Copeia. 1987. N 3. P. 551-563.
- Siewing R. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hamburg, 1969. 333 S.
- Siewing R. Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomantenproblem // Zool. Jb., Anat. 1974. Bd 92. S. 275-318.
- Siewing R. Homology of cleavage-types? // Ztschr. Zool. Syst. Evolutionsf. 1979. Beih. 1. S. 7-18.
- Siewing R. Das archicoelomale Konzept // Zool. Jb., Anat. 1988. Bd 183. S. 439-482.
- Siewing R. Problem and results of research on the phylogenetic origin of Coelomata // Origine dei grandi phyla dei Metazoi - Atti dei congressi Lincei. 1981. Vol. 49. P. 123-160.
- Silén L. Origin and development of the Cheilo-Stenostomata stem of Bryozoa // Zool. Bidrag. Uppsala. 1942-1944. Vol. 22. P. 1-60.
- Slack J. M. W., Holland P. M. H., Graham C. F. The zootype and the phylotypic stage // Nature. 1993. Vol. 361, N 6412. P. 490-492.
- Smully S. Metamorphosis of *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuriodea) // Biol. Bull. 1906. Vol. 171, N 3. P. 611-631.
- Smith J. E. Early development of *Cephalothrix* // Quart. J. micr. Sci. 1935. Vol. 77. P. 335-381.
- Snodgrass R. E. Insect metamorphosis // Smithsonian Misc. Coll. 1954. Vol. 122, N 9. P. 1-124.
- Sonneborn T. M. Genetic studies on *Stenostomum incaudatum* // J. Exp. Zool. 1938. Vol. 57. P. 57-100.
- Southward E. C. Development of the gel and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1988. Vol. 68. P. 465-487.
- Spek J. Gesetzmassige Substanzverteilung bei der Furchung des Ctenophoreneies // Arch. Entw.-mech. 1926. Bd 107. S. 54-73.
- Spemann H., Mangold H. Ueber Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren // Arch. mikr. Anat. u. Entw.-mech. 1924. Bd 100. S. 599-638.
- Spengel J. Planctosphaera pelagica // Sci. Res. M. Sars North-Atlantic Deep-Sea Exp. 1932. Bd 5. S. 1-27.
- Spiegel M., Spiegel E. S. The reaggregation of dissociated embryonic sea urchin cells // Amer. Zool. 1975. Vol. 15, N 3. P. 583-606.
- Spratt N. T., Haas H. Germ layer formation and the role of the primitive streak in the chick // J. Exp. Zool. 1965. Vol. 158, N 1. P. 9-30.
- Staiger H. Zur Determination der Nahrer bei Prosobranchiern // Rev. Suisse Zool. 1951. T. 57. P. 496-503.
- Starck D. Die Frühphase der menschlichen Embryonalentwicklung und ihre Bedeutung für Beurteilung der Säugetierontogenese // Erg. Anat. 1956. Bd 35. S. 133-175.
- Starck D. Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere // Handbuch der Zoologie / Eds J.-G. Helmcke, H. Leagerken, D. Starck. 1959. Bd 8. Lf. 22. S. 1-176.
- Starr R. C. Structure, reproduction, and differentiation in *Volvox carteri* // Arch. Protistenk. 1969. Bd 111, H. 3/4. S. 204-222.
- Stebbing A. R. D. Aspects of the reproduction and life cycle of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // Mar. Biol. 1978. Vol. 5, N 3. P. 205-212.
- Stebbing A. R. D., Dilly P. N. Some observation on living *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1972. Vol. 52. P. 443-448.
- Steinböck O. Zur Phylogenie der Gastrotrochen // Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1957(1958a). S. 128-169.
- Steinböck O. Schlusswort zur Diskussion Remane-Steinböck // Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1957(1958b). S. 196-218.
- Steinböck O., Ausserhofer B. Zwei grundverschiedene Entwicklungsabläufe bei einer Art (*Prorhynchus stagnalis* M. Sch., Turbellaria) // Roux' Arch. Entw.-mech. 1950. Bd 144, H. 2. S. 157-170.
- Stern M. S. Experimental studies on the organization of the preimplantation mouse embryo // Exp. Morphol. 1972. Vol. 28, N 2. P. 255-261.
- Stern M. S., Wilson J. B. Experimental studies on the organization of the preimplantation mouse embryo // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1972. Vol. 28, N 2. P. 247-254.
- Stevens N. M. The effect of ultra-violet light upon the developing eggs of *Ascaris megalocephala* // Roux' Arch. Entw.-mech. 1909. Bd 27. S. 622-639.
- Stasny G. Studien über die Entwicklung von *Balanoglossus clavigerus*. I. Die Entwicklung der Torna-ria // Ztschr. wiss. Zool. 1914a. Bd 110. S. 36-74.

- Stamny G. Studien über die Entwicklung von *Balanoglossus clavigerus*. II. Darstellung der weiteren Entwicklung // Mitt. Zool. Stat. Neapel. 1914b. Bd 22. S. 255-290.
- Stamny-Wijnhoff G., Stamny G. Die Tornarien // Ergebn. u. Fortschr., Zool. 1927. Bd 7. S. 38-192.
- Strathmann R. R. The feeding behaviour of planktotrophic echinoderm larvae // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1971. Vol. 6, N 1. P. 109-160.
- Strathmann R. R. Functions of lateral cilia in suspension feeding of lophophorates (Brachiopoda, Phoronade, Ectoprocta) // Mar. Biol. 1975. Vol. 23, N 2. P. 129-136.
- Strathmann R. R. Larval settlement in echinoderms // Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae / Eds F.-Sh. Chia, M. E. Rice. Elsevier, 1978. P. 235-246.
- Strathmann R. R. What controls the type of larval development? // Bull. Mar. Sci. 1906. Vol. 39, N 2. P. 616-622.
- Strathmann R. R. Existence and function of a gel filled primary body cavity in development of echinoderms and hemichordates // Biol. Bull. 1989. Vol. 176, N 1. P. 25-31.
- Strathmann R. R., Bonar D. Ciliary banding of tornaria larvae of *Ptychodera flava* (Hemichordata: Enteropneusta) // Mar. Biol. 1976. Vol. 34, N 4. P. 317-324.
- Strathmann R. R., Leise E. On feeding mechanisms and clearance rates of molluscan veligers // Biol. Bull. 1979. Vol. 157. P. 524-535.
- Strathmann R. R., McEdward L. Cyphonautes ciliary sieve breaks a biological rule of inference // Biol. Bull. 1986. Vol. 171. P. 694-700.
- Strathmann R. R., Jahn T. L., Fonseca J. R. Suspension feeding by marine invertebrate larvae: clearance of particles by ciliated bands of Rotifer, pluteus, and trochophore // Biol. Bull. 1972. Vol. 142. P. 505-519.
- Streeter G. L. Development of the mesoblast and notochord in pig embryos // Contrib. Embryol. Carnegie Inst. Washington. 1927. Vol. 19, N 100. P. 73-92.
- Stricker S. A. An ultrastructural study of larval settlement in the sea anemone *Urticina crassicornis* (Cnidaria, Actiniaria) // J. Morphol. 1985. Vol. 186. P. 237-253.
- Stricker S. A. Metamorphosis of the marine bryozoan *Membranopora membranacea* // J. Morphol. 1988. Vol. 196. P. 53-72.
- Stricker S. A., Reed C. G., Zimmer R. L. The cyphonautes larva of the marine bryozoan *Membranopora membranacea*. I. General morphology, body wall, and gut // Can. J. Zool. 1980a. Vol. 66. P. 368-383.
- Stricker S. A., Reed C. G., Zimmer R. L. The cyphonautes larva of the marine bryozoan *Membranopora membranacea*. II. Internal sac, musculature, and pyriform organ // Can. J. Zool. 1980b. Vol. 66, N 2. P. 384-398.
- Stuart D. K., Torrence S. A., Law M. L. Leech neurogenesis // Develop. Biol. 1989. Vol. 136. P. 17-39.
- Stuart R. R. The development of the mid-intestine in *Melanoplus differentialis* (Acrididae: Orthoptera) // J. Morphol. 1935. Vol. 58. P. 419-437.
- Sturtevant H. W. The organization, ontogeny and orientation of the Cestode // Quart. Rev. Biol. 1962. Vol. 37, N 1. P. 23-34.
- Summer R., Haynes J. F. The ontogeny of interstitial cells in *Pennaria tiarella* // J. Morphol. 1969. Vol. 129. P. 81-88.
- Surin F. The early development of a polychaete, *Phasocera inquilina* // Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia. 1907. Vol. 59, N 3. P. 514-559.
- Swammerdam J. Biblia naturae. Leyden, 1737.
- Szarski H. The origin of vertebrate foetal membranes // Evolution. 1960. Vol. 22, N 1. P. 211-214.
- Tadano M. Artificial inversion of the primary polarity in Ascidian eggs // Jap. J. Zool. 1962. Vol. 13, N 2. P. 239-355.
- Tahara Y., Nakamura O. Topography of the presumptive rudiments in the endoderm of anuran neurula // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1961. Vol. 9. P. 138-158.
- Tanaka H. Reorganization in regenerating pieces of *Coeloplana* // Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. Ser. B. 1931. Vol. 7, N 5. P. 223-246.
- Tannreuther G. W. The early embryology of *Bdellodrilus* // J. Morphol. 1915. Vol. 26. P. 143-216.
- Tardent P. Coelenterata, Cnidaria // Morphogenese der Tiere / Ed. F. Seidel. 1978. Lf. 1. S. 71-416.
- Tarkowski A. K. Experimental studies on regulation in the development of isolated blastomeres of mouse egg // Acta Theriol. (Białowieża). 1959. T. 3, N 11. P. 191-267.
- (Tarkowski A. K.) Тарковский А. К. Природа дифференцировки blastomeres в раннем развитии млекопитающих: эпигенез или преформизм? // Межклеточные взаимодействия. М., 1978. С. 117-125.
- Tarkowski A. K., Wróblewska J. Development of blastomeres of mouse eggs isolated at 4- and 8-cell stage // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1967. Vol. 18. P. 155-100.
- Tattersall W., Sheppard E. Bipinnaria of *Ludia* // Lancashire Sea-fisheries Lab. J. Johnston Memor. 1934. P. 44-48.
- Tavolga W. N., Rugh R. Development of the platyfish, *Platypharodon maculatus* // Zoologica. 1947. Vol. 32, pt 1. P. 1-15.
- Teissier G. Etude expérimentale du développement de quelques Hydres // Aen. Sci. Natur., Zool. 1951. Sér. 10, t. 14. P. 5-60.
- Teichert G. Zur Fortpflanzung und Entwicklung der Macrotrichida (Gastrotricha) // Ztschr. Morphol. Tiere. 1968. Bd 63. S. 343-418.
- Tübel H. On the development of *Echinocyamus pusillus* // Nova Acta Roy. Soc. Sci. Uppsala. 1892. Vol. 15, N 4. P. 1-57.
- Thiel M. E. Über eine Scyphistomabildung durch Strobilation und ihre phylogenetische und eidonomische Bedeutung // Zool. Anz. 1938. Bd 121. S. 97-107.
- Thomas M. B. Embryology of the Turbellaria and its phylogenetic significance // Hydrobiologia. 1986. Vol. 132. P. 105-115.
- Thompson T. B. The development of *Neomenia carinata* Tullberg (Mollusca, Aplousobranchia) // Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B. 1960. Vol. 153, N 951. P. 263-278.
- Thomson W. On the embryology of *Antedon rosaceus* // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1865. Vol. 155. P. 513-544.
- Thouveny Y. Les systèmes histogénétiques et la différenciation cellulaire dans la morphogénèse des Annelides Polychètes // Arch. zool. exp. et gén. 1967. T. 108, L. 3. P. 347-386.
- Tiegs O. W. Researches on the insect metamorphosis // Trans. Roy. Soc. S. Austral. 1932. Vol. 46. P. 319-527.
- Tiegs O. W. The post-embryonic development of *Hanseniella agilis* (Symphyla) // Quart. J. micr. Sci. 1945. Vol. 85. P. 192-328.
- Titlebaum A. Artificial production of Janus embryos of *Chaetopterus* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1928. Vol. 14. P. 245-247.
- Turcotte S. A. Sensory endings of the ascidian statocyst organ (Chordata, Ascidiacea) // Zoomorphology. 1986. Vol. 106, N 2. P. 61-66.
- Turcotte S. A., Cloney R. A. Nervous system of ascidian larvae // Zoomorphology. 1982. Vol. 99, N 2. P. 103-115.
- Turcotte S. A., Law M. L., Stuart D. K. Leech neurogenesis // Develop. Biol. 1989. Vol. 136. P. 40-60.
- Turrey J. C. The early embryology of *Talassema mellita* // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1903. Vol. 17. P. 165-246.
- Totton A. K. Studies on *Physalia physalis* // Discovery Rep. 1960. Vol. 30. P. 301-367.
- Traul W. Homology of the indurating tissues? // Ztschr. zool. Syst. Evolution. 1979. Beih. 1. S. 50-72.
- Treadwell A. L. The cytogeny of *Podarke obscura* // J. Morphol. 1901. Vol. 17. P. 399-476.
- Trinkaus J. P. Mechanism of *Fundulus* epiboly // Amer. Zool. 1984. Vol. 24, N 3. P. 673-684.
- Triplet R. L., Meier S. Morphological analysis of the development of the primary organizer in avian embryo // J. Exp. Zool. 1982. Vol. 220, N 2. P. 191-206.
- Tuzet O. Les premiers stades du développement de *Leucosolenia botryoides* Ellis et Solander et *Clathria* (Leucosolenia) coriacea (Mont.) // Ann. Sci. nat., Paris. 1948. T. 2, N 10. P. 103-114.
- Tuzet O. Éponges Calcaires // Traité de Zoologie / Ed. P.-P. Grassé. Paris, 1973. T. 3, f. 1. P. 27-132.
- Tyler A. Experimental production of double embryos in annelids and molluscs // J. Exp. Zool. 1930. Vol. 57. P. 347-402.
- Ubisch L. Die Entwicklung von *Strongylocentrotus lividus* // Ztschr. wiss. Zool. 1913. Bd 106. S. 409-448.
- Ubisch L. Untersuchungen über Fortbildung // Roux' Arch. Entw.-mech. 1933. Bd 129. S. 45-67.
- Ubisch L. Die Entwicklung der Echiniden // Verhandl. Kon. Nederl. Akad. Wetensch., Afd. Naturk. Sect. 2. 1950. Bd 47, N 2. S. 1-50.
- Ubisch L. Die Entwicklung von *Genocidaris maculata* und *Sphaerechinus granularis* // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. 1959. T. 31. P. 159-208.
- Uchida T., Nagao Z. The metamorphosis of the Scyphomedusa, *Aurelia limbata* // Annot. Zool. Jap. 1963. Vol. 36. P. 83-91.
- Uchianco L. B. Studies on the embryology and postnatal development of the Aphididae // Philippine J. Sci. 1924. Vol. 24. P. 143-247.
- Ulrich H. Über den Generationswechsel und seine Bedingungen // Die Naturwissenschaften. 1940. Bd 28, H. 36. S. 569-576.
- Vacelet J. Etude monographique de l'éponge calcaire *Pharetrone* de Méditerranée // These Faculté des Sci. Univ. Marseille. 1964. P. 1-125.
- Vakant L. Some data concerning the formation of the definitive endoblast in the chick embryo // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1962. Vol. 10, N 1. P. 38-57.
- Van Beneden E. Recherches sur le développement des Arachnides // Arch. biol. 1887. T. 6. P. 115-146.
- Van Beneden E., Juhn C. Recherches sur la morphologie des Tuniciers // Arch. biol. 1887. T. 6. P. 237-459.
- Vandebroek G. Les mouvements morphogénétiques au cours de la gastrulation chez *Scyllium canicula* // Arch. biol. 1936. T. 47. P. 499-582.
- Vea de Vyver G. Etude du développement embryonnaire des Hydres Athécates (Gymnoblasiques) à gonophores. I. Formes à planula // Arch. biol. 1967. T. 78, N 3. P. 451-518.
- Vea de Vyver G. Etude du développement embryonnaire des Hydres Athécates (Gymnoblasiques) à gonophores. II. Formes à actinula // Arch. biol. 1968. T. 79, N 2. P. 327-363.
- Vea de Vyver J. W. On metamorphosis of *Amphioxus lanceolatus* // Proc. K. Akad. Wetensch., Amsterdam. 1913. Bd 16. S. 574-583.
- Venuti J. M., Jeffery W. R. Cell lineage and determination of cell fate in ascidian embryos // Int. J. Develop. Biol. 1989. Vol. 33. P. 197-212.

- Vialleton M. L. Recherches sur les premières phases du développement de la seiche (*Sepia officinalis*) // Ann. Sci. nat. zool. Sér. 7. 1888. T. 6. P. 165-200.
- Vigelius W. J. Zur Ontogenie der marinen Bryozoen // Mitt. zool. Stat. Neapel. 1886. Bd 6. S. 499-541; Bd 8. S. 374-376.
- Villa L. An ultrastructural investigation of the polar plasma of the egg of *Sternaspis* (Annelide, Polychaeta) // Acta embryol. et morphol. exp. 1976. P. 153-165.
- Vogt W. Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung // Roux' Arch. Entw.-mech. 1929. Bd 120. S. 385-706.
- Waddington C. H. Modes of gastrulation in vertebrates // Quart. J. micr. Sci. N. S. 1952. Vol. 93, pt 2. P. 221-229.
- Waddington C. H. Principles of Embryology. London, 1957. 510 p.
- (Waddington C. H.) Уолдингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути теоретической биологии. М., 1970. С. 11-38.
- Waller T. R. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* // Smithsonian Contrib. Zool. 1981. N 328. P. 1-70.
- Walley L. J. Studies on the larval structure and metamorphosis of *Balanus balanoides* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1969. Vol. 256. P. 237-280.
- Wallstabe P. Entwicklungsgeschichte der Araneiden // Zool. Jb., Anat. 1908. Bd 26. S. 283-712.
- Walzer C., Schönenberger N. Ultrastructure and cytochemistry study of the yolk syncytial layer in the alvein of trout (*Salmo fario trutta* L.) after hatching // Cell Tissue Res. 1979. Vol. 196, N 1. P. 59-73.
- Wardle R. A., McLeod J. A. The zoology of tapeworms. Molineapolis, 1952. 780 p.
- Watanabe Y. The development of two species of Tetilla (*Demospongiae*) // Nat. Sci. Rept. Ochanomizu Univ. 1978. Vol. 29, N 1. P. 71-106.
- Watake S. Studies on cephalopods // J. Morphol. 1891. Vol. 4. P. 247-302.
- Webb M. The larva of *Siboglinum fiordicum* and a reconsideration of the adult body regions (*Pogonophora*) // Sarsia. 1964. Vol. 15. P. 57-68.
- Weber H. Grundriss der Insektenkunde. Stuttgart, 1954. 428 S.
- Weber R. Zur Verteilung des Mitochondrien in frühen Entwicklungsstadien von *Tubifex* // Rev. Suisse Zool. 1956. Vol. 63. P. 277-288.
- Weckes H. C. A review of placentation among reptiles // Proc. Zool. Soc. London. 1935. Vol. 3. P. 625-645.
- Weiler-Stolt B. Über die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Entwicklung und Fortpflanzung mariner Hydroiden // Roux' Arch. Entw.-mech. 1960. Bd 152, H. 4. S. 398-454.
- Weisblat D. A., Sawyer R. T., Stent G. S. Cell lineage analysis by intracellular injection of a tracer enzyme // Science. 1978. Vol. 202, N 4374. S. 1295-1298.
- Weisblat D. A., Harper G., Stent G. S., Sawyer R. T. Embryonic cell lineages in the nervous system of the glossiphoniid leech *Helobdella triseriata* // Develop. Biol. 1980. Vol. 76. P. 58-78.
- Werner B. Über die Anatomie, die Entwicklung und Biology der Veliger und des Velicenne *Crepidula fornicata* // Helgol. wiss. Meeresunters. 1955. Bd 5. S. 169-217.
- Werner B. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen *Conulata* // Helgol. wiss. Meeresunters. 1966. Bd 13, H. 4. S. 317-347.
- Werner B. Neue Beiträge zur Evolution der Scyphozoa und Cnidaria // Acta salmant. Ser. cienc. 1971. N 36. P. 223-244.
- Werner B. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria // Publ. Seto mar. biol. Lab. 1973. Vol. 20. P. 35-61.
- Werner B. Life cycles of the Cnidaria // Developmental and cellular biology of coelenterates / Eds P. Tardent, R. Tardent. Amsterdam; New York, 1980. P. 3-18.
- Werner B., Aurich H. Über die Entwicklung der Polypen von *Ectopleura dumortieri* // Helgol. wiss. Meeresunters. 1955. Bd 5. S. 234-250.
- Wessing A., Polenz A. Structure and function of the protonephridie in trochophores of *Pomalocera triquetra* // Cell and Tissue Res. 1974. Vol. 156. P. 21-33.
- Weygoldt P. Embryologische Untersuchungen an Ostracoden // Zool. Jb., Anat. 1960. Bd 78, H. 3. S. 370-426.
- Weygoldt P. Grundorganisation und Primitiventwicklung bei Articulaten // Zool. Anz. 1963. Bd 171, H. 9/10. S. 363-376.
- Weygoldt P. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpioneen // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1964. Bd 54. S. 1-106.
- Weygoldt P. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpioneen. III. Die Entwicklung von *Neobisium mucorum* // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1965. Bd 55. S. 321-382.
- Weygoldt P. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpioneen. IV. Die Entwicklung von *Chthonius tetrachelatus* Preysl., *Chthonius ischnocheles* Hermann (Chthoniinae, Chthoniidae) und *Verrucadina spinosa* Benks (Chthoniinae, Tridenchthoniidae) // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1968. Bd 63. S. 111-154.
- Weygoldt P. Untersuchungen zur Embryologie und Morphologie der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* // Zoomorphologie. 1975. Bd 65, H. 2/3. S. 137-200.
- Wheeler W. M. A contribution to insect embryology // J. Morphol. 1893. Vol. 8. P. 1-160.
- Whitear M. Some remarks on the ascidian affinities of vertebrates // Ann. Mag. natur. Hist. 1957. Vol. 12, N 113. P. 338-348.
- Whitman C. D. The embryology of Clepsine // Quart. J. micr. Sci. 1878. Vol. 18. P. 215-315.
- Wielspitz C., Saller U. The metamorphosis of the parenchyma-larva of *Ephudata fluviatilis* // Zoomorphologie. 1990. Vol. 109. P. 173-177.
- Wiedersten B. On the morphology and development in some cnidaria larvae // Zool. Bidrag, Uppsala. 1968. Bd 37. S. 140-182.
- Wierzejski A. Süßwasserspongien // Mém. Acad. Polon. Sci. Lettr., Cl. Math-Natur. Sér. B. 1935. N 9. P. 1-242.
- Wietrzykowski W. Recherches sur le développement des Lucernaires // Arch. zool. exp. et gén. 1912. Sér. 5, t. 10, N 1. P. 1-95.
- Wigglesworth V. B. Metamorphosis, polymorphism, differentiation // Sci. Amer. 1959. N 2. P. 100-110.
- Wigglesworth V. B. The hormonal regulation of growth and reproduction in insects // Advances in insect physiology / Eds J. W. L. Beament, J. E. Treherne, V. B. Wigglesworth. 1964. Vol. 2. P. 248-336.
- Willadsen S. M. The development capacity of blastomeres from 4- and 8-cell sheep embryos // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1981. Vol. 65. P. 165-172.
- Willis A. Amphioxus and the ancestry of the Vertebrata. London, 1894. 361 p.
- Williams S. M. Nervous and hormonal communication in insect development // Develop. Biol. 1969. Suppl. 3. P. 133-158.
- Williams D. H. C., Anderson D. T. The reproductive system, embryonic development, and metamorphosis of the sea urchin *Helicodarus erythrogramma* // Austr. J. Zool. 1975. Vol. 23, N 3. P. 371-403.
- Wilcock D. B. The placentation of *Solenodon paradoxus* // Amer. J. Anat. 1940. Vol. 66. P. 497-521.
- Wilson B. C. The habits and early development of *Cerebratulus lacteus* // Quart. J. micr. Sci. 1900. Vol. 43. P. 97-190.
- Wilson D. P. On the mitraria larva of *Owenia fusiformis* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1932. Vol. 221. P. 231-334.
- Wilson E. B. Development of *Renilla* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1883. Vol. 174. P. 723-815.
- Wilson E. B. The embryology of the earthworm // J. Morphol. 1889. Vol. 3. P. 387-462.
- Wilson E. B. The cell-lineage of *Nereis* // J. Morphol. 1892. Vol. 6. P. 361-462.
- Wilson E. B. Amphioxus and the mosaic theory of development // J. Morphol. 1893. Vol. 8, N 3. P. 579-638.
- Wilson E. B. Experiments on cleavage and localisation in the nemertine egg // Roux' Arch. Entw.-mech. 1903. Bd 16. S. 411-460.
- Wilson E. B. Experimental studies on germinal localization. I. The germ regions in the egg of *Dentidium* // J. Exp. Zool. 1904. Vol. 1. P. 1-72.
- (Wilson E.) Вильсон Э. Клетка и ее роль в развитии и наследственности. М.: JL, 1940. Т. 2. 1062 с.
- Wilson J., Bolton E., Cutler R. Preimplantation differentiation in the mouse eggs as revealed by microinjection of vital markers // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1972. Vol. 27, N 2. P. 467-479.
- Wolf R. Ein neuartiger Migrationsmechanismus bei Furchungs-Kernen auf der Basis des Astersystems // Verhandl. Dtsch. zool. Ges. 1975. Jahresvers. 67. S. 174-178.
- Wolpert L., Mercer R. An electron microscopy study of the development of the blastula of the sea urchin embryo and its radial polarity // Exp. Cell Res. 1963. Vol. 30. P. 280-300.
- Woltereck R. Trochophorestudien // Zoologica (Stuttg.) 1982. H. 34. S. 1-71.
- Woltereck R. Beitrag zur praktischen Analyse der Polygordius-Entwicklung nach dem Nordsee- und dem Mittelmeerentypus // Roux' Arch. Entw.-mech. 1984. Bd 18, H. 3. S. 377-403.
- Woltereck R. Zur Kopffrage der Anneliden // Verhandl. Dtsch. zool. Ges. 1985. Jahresvers. 15. S. 154-186.
- Woollacott R. M., Eakin R. M. Ultrastructure of a potential photoreceptor organ in the larva of an Enloproct // J. Ultrastruct. 1973. Vol. 43. P. 412-425.
- Woollacott R. M., Zimmer R. L. Attachment and metamorphosis of the cheilo-ctenostome bryozoan *Bugula neritina* // J. Morphol. 1971. Vol. 134. P. 351-361.
- Wourmes J. P. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes // Amer. Zool. 1981. Vol. 21. N 2. P. 473-515.
- Xavier F. Le reproduction de *Nectophrynoides* // Traité de Zoologie / Ed. P.-P. Grassé. 1906. T. 14. 1. 1B. P. 497-513.
- Yamada T. The concept of embryonic induction in the passage of time // Neth. J. Zool. 1981. Vol. 31, N 1. P. 78-98.
- Yaron Z. Reptilian placentation and gestation // Biology of the Reptilia / Eds C. Gans, F. Billett. 1985. Vol. 15. P. 527-603.
- Yasuda T. Mar. Sci. Mon. 1977. Vol. 9, N 5. P. 52-57.
- Yasuda T. Mar. Sci. Mon. 1977. Vol. 9, N 5. P. 52-57.
- Yatsu N. On the development of *Lingula ensis* // J. Coll. Sci. Univ. Tokyo. 1902. T. 17, N 4. P. 1-112.
- Yatsu N. Observations and experiments on the Ctenophore egg // Annot. zool. Jap. 1912. Vol. 7, pt 1. P. 5-13.

- Yoshikura M. Embryological studies on the Liphistid spider, *Heptathela kuruma* // *Kumamoto J. Sci.*, ser. B. 1955. Vol. 2. P. 1-63.
- Young C. M., Cameron J. L., Eckelbarger K. J. Extended pre-feeding period in planktotrophic larvae of bathyal echinoid *Aspidodendema jacobus* // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1989. Vol. 69, N 3. P. 695-702.
- Zackson S. L. Cell clones and segmentation in loach development // *Cell*. 1982. Vol. 31, pt 2. P. 761-770.
- Ziegler H. E. Experimentelle Studien über die Zellteilung. III. Die Furchungszellen von *Beroë ovata* // *Roux' Arch. Entw.-mech.* 1898. Bd 7. S. 34-64.
- Züch R. Die Embryonalentwicklung von *Thermosbaena mirabilis* Monod. (Crustacea, Malacostraca, Pancarida) // *Zool. Jb., Anat.* 1975. Bd 93, N 4. S. 462-576.
- Züch R. Cell lineage in arthropods? // *Ztschr. zool. Syst. Evolutionsf.* 1979. Beih. 1. S. 19-41.
- Zimmer R. L. Reproductive biology and development of Phoronida // *Univ. Microfilm*. 1964. 416 p.
- Zimmer R. L. The comparative structure of the preoral hood coelom in Phoronida and fate of this cavity during and after metamorphosis // *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae* / Eds F.-Sh. Chua, M. R. Rice. Elsevier, 1978. P. 23-40.
- Zimmer R. L. Mesoderm proliferation and formation of the protocoel and metacoel in early embryos of *Phoronis vancouverensis* // *Zool. Jb., Anat.* 1980. Bd 103, H. 2/3. S. 219-233.
- Zimmer R. L., Woollacott R. M. Structure and classification of gymnolaemate larvae // *Biology of Bryozoa* / Eds R. M. Woollacott, R. L. Zimmer. New York, 1977a. P. 57-89.
- Zimmer R. L., Woollacott R. M. Metamorphosis, ancestrulae, and coloniality in bryozoan life-cycles // *Biology of bryozoans* / Eds R. M. Woollacott, R. L. Zimmer. New York, 1977b. P. 91-142.
- Zimmer R. L., Woollacott R. M. Larval morphology of the bryozoan *Watersipora arcuata* // *J. Morphol.* 1989a. Vol. 199, N 2. P. 125-150.
- Zimmer R. L., Woollacott R. M. Intercoronal cell complex of larvae of the bryozoan *Watersipora arcuata* // *J. Morphol.* 1989b. Vol. 199, N 2. P. 151-164.
- Zimmerman W. Die ungezweigte Entwicklung von *Volvox* // *Die Naturwiss.* 1925. 13. Jahrgang. H. 19. S. 397-402.
- Ziomek C. A., Pratt H. P. M., Johnson M. H. The origins of cell diversity in the early mouse embryo // *The functional integration of cells in animal tissues* / Eds J. Pitts, D. Finbrow. Cambridge, 1982. P. 149-165.
- Zur Strassen O. Embryonalentwicklung des *Ascaris megalocephala* Roux' *Arch. Entw.-mech.* 1896. Bd 3. S. 27-105, 132-190.
- Zur Strassen O. Neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Nematoden // *Zoologica (Stuttg.)*. 1955. Bd 38, Lf. 3, H. 107. S. 1-142.

EVOLUTIONARY EMBRYOLOGY OF ANIMALS: ABSTRACT

1. Introduction

According to modern concepts, the ontogenesis of animals does not repeat the adult state of the ancestors, but plays back certain stages of the ontogenesis of these ancestral forms. The existence of recapitulation is determined by that the animals inherit from their ancestors not only the morphophysiological pattern of their definite structure, but also the ontogenetic program itself. The evolutionary changes within this program result in such phenomena as deviation and archaxis, where no more recapitulation occurs.

After critical review of the main hypotheses of the origin of Metazoa the preference was given to the Metschnikoff's theory of Phagocytella. In accordance with this hypothesis, the primary Metazoon arose from a colony of Flagellata, where the cellular mass composing the colony had divided into the external layer (the kinoblast) and internal mass (the phagocytoblast). The egg cleavage process in Metazoa recapitulates the development of the multicellular colony from a single generative cell, while the arising of germ layers duplicates the process of isolation of the kinoblast and phagocytoblast.

The further evolution of ontogenesis in Metazoa included the processes of three different types: 1) the complication of the ontogenesis following the increasing complication of the definitive structure of animals; 2) the complication and modifications resulting from adaptations for certain conditions of development; and 3) the rationalization of the ontogenesis, that comprised the improvement of the ontogenetic mechanisms and loss of structures and stages that have already lost their biological value (i. e., the simplification of ontogenesis).

2. Gametes and fertilization

The main data are presented on the origin, development and structure of the germ cells. A particular attention is given to the egg organization, because it determines many specific features in the development. The main feature of the egg organization is the polarity of egg. It is necessary to distinguish the primary polarity inherited from the protozoan ancestors (the pole of reduction bodies corresponds by a set of characters to the anterior end in the Flagellata) and the secondary animal-vegetal polarity that reflects the developmental goal toward gastrula (the cytoplasmic material of the future ectoderm is located at the animal pole, whereas the endoderm material is situated around the vegetal pole). The relations between the primary and secondary polarity are different in different taxonomical groups: in Cnidaria and Ctenophora the reduction pole develops into the vegetal one, in most Bilateria it turns into the animal pole, while in Gastrotricha and some Nematoda the axes of both polarities cross each other at almost right angles.

The main trend in the egg evolution is represented by yolk accumulation. The eggs of the alecithal and isolecithal types should be considered as the most primitive ones. The increase of yolk amount led to the origin of the eggs of centrolecithal type if the yolk was still distributed evenly and gave rise to the eggs of telolecithal type when the yolk was concentrated around the vegetal pole. The secondary depletion of eggs in yolk is revealed accompanying the origin of viviparity and embryonal parasitism.

The second important trend in the egg evolution is the complication of the spatial organization of egg. The latter arises by means of ooplasmic segregation during egg maturation and fertilization. The bilateral symmetry that is characteristic of adult animals is often revealed in the distribution of various organelles and inclusions in the egg. The heterogeneity of the egg cytoplasm plays an important role in realization of the hereditary information contained in the egg nucleus.

3. Cleavage of the egg

Cleavage of the egg is a process of palintomy inherited from colonial Protozoa. During this process the nuclear-cytoplasmic ratio which is disbalanced in the egg toward the prevalence of the cytoplasm normalizes. The process of ooplasmic segregation is being completed in case of determined cleavage, when certain groups of blastomeres give rise to the primordia of certain organs. In some Porifera and Cnidaria the blastomeres still reveal their own protozoan polarity and the polarity of the embryo as a whole is determined only in the late stages of the cleavage. In *Leucosolenia* (Porifera) the embryo takes its spherical shape by means of bending of the palintomic plate (a convergent similarity with the development of the colony in *Volvox*); in Hydrozoa this occurs through a rearrangement of the blastomeres that are slightly bound to each other; whereas in the bulk of Bilateria this happens as a result of alternating meridional and latitudinal divisions at the case of radial cleavage or alternating dextrotropic and laetotropic divisions at the case of spiral cleavage.

The cleavage pattern in Hydrozoa is irregular and changeable. However, at the stage of 4 cells the blastomeres always form a shape of tetrahedron, therefore such a cleavage is designated as 'tetrahedral' one. All other types of the total cleavage including also the highly specialized bilateral cleavage of Nematoda and Gastrotrocha are derived from this tetrahedral type. The early development of bilateral symmetry is often observed in radial and spiral cleavages. Upon a large amount of yolk the cleavage becomes uncompleted (superficial or discoidal cleavage).

4. Germ layers and gastrulation

After a review of the classic theory of germ layers the latter are interpreted in a more modern way. The germ layers recapitulate the events that accompanied the transformation of the colonies of Flagellata into the primary Metazoon. In the evolutionary trunk that leads to Cnidaria the kinoblast is represented during the development by the ectoderm, the entire phagocytoblast evolved into the gastroderm and is represented in the development by the entoderm. On the other hand, in the trunk of Bilateria, the phagocytoblast has been divided into the central digestive part and peripheral part that gave rise to the tissues of inner medium. Therefore it is represented there by ento- and mesoderm layers. However, the gastrulation process underwent considerable modifications during the evolution and in some extraordinary cases the germ layers are implicit.

The specificity of germ layers (each of them develops into the certain set of primordia that is similar in all animals) is also based on recapitulation and reflects the historical origin of organs from certain initial layer. In the primary Metazoa the differentiation of the

kinoblast and phagocytoblast was probably a rather labile process, therefore, the specificity of germ layers in higher animals is more clearly expressed. It is also important that the germ layers represent formations of exclusively embryonal nature and they do not more exist after their separation into the primordia of certain organs. In the late stages of the ontogenesis the tissue mechanisms come into effect that differ from the embryonal ones. Therefore, in different phenomena of restoration and in asexual reproduction the tissues may reveal a much wider potential than the germ layers, which they have arisen from.

In the review of the information concerning the gastrulation and germ layers the principal attention is given to those animal groups that appeared to be stumbling-blocks for the classic theory of the germ layers (i. a., Porifera, Plathelminthes, Bryozoa, Tunicata, etc.).

5. Embryonal adaptations

The unique parallelism is mentioned in the embryonal adaptations of the groups to be so far from each other as Insecta and Vertebrata. In both groups the adaptation for development under the conditions of terrestrial environment resulted in the origin of embryonic envelopes (the amnion and serosa). In the viviparous animals (and also in the parasitic Hymenoptera) the serosa acquired a trophic function.

6. Postembryonic development and metamorphosis

As it follows from the idea of the primary character of the pelago-benthic life cycle (Jägersten), the direct development (without larva and metamorphosis) is of a secondary origin. The larvae that represent the constituents of the primary pelago-benthic life cycle are also designated to be primary ones. The characteristic feature of these larvae is the presence of a cilium cover. In the simplest case it is the atouchous larva that has a shape of a ciliated blastula or gastrula. If the pelagic stage of their life cycle is extended, the larvae may attain a later stage of their morphological development and begin feeding themselves. In this case the specialized sensory organs, locomotor organs, and the structures that provide the collecting of food particles develop from their ciliated cells. Among such specialized primary larvae are the larvae of trochophore type that are characteristic of Spiralia. The structure of these larvae considerably differs in details, but all of them are similar in possession of the preoral ring of cilia, the prototroch. The latter represents a locomotor organ and plays an important role in the larval feeding, acting as a downstream collecting system (Strathmann et al.). The trochophore larvae seem to arise independently in different phyla of Spiralia as a result of a parallel evolution.

Echinodermata and Enteropneusta possess specialized primary larvae of the dipleurula type. The dipleurula is distinguished by the presence of a ciliated band bordering the circumoral depression and providing the larval feeding (its locomotor role seems to be less significant). The ciliated band makes loops and bends and attains a considerable length. It acts as an upstream collecting system.

The specialized larvae of Tentaculata (actinotrocha, umbellaria, and cyphonautes) differ significantly from each other. However, they all might be considered as modifications of one and the same simpler larval form.

A specialized primary larva is also represented in Pogonophora.

The larval forms mentioned above characterize certain taxonomical groups of animals and should be considered while solving the phylogenetic problems. However, one cannot interpret the particular larval organs in the way of the biogenetic law and believe they to be also characteristic of the adult ancestors.

When the juvenile form (that already reveals the main features of the adult morphological pattern) still retains some differences from the adult animal or acquires such differences, it is designated as a secondary larva. The secondary larvae include the cydippid larva of

Ctenophora, nauplius of Crustacea that differs by an incomplete number of segments, tadpoles of Ascidiacea retaining the structural pattern of Chordata that is already lost in the adults, etc. But the differences between primary and secondary larvae are not always expressed clearly enough. Thus, the molluscan veliger still retains the velum (a modified prototroch) in the stages when, by the structure of the internal organs, it might already be considered as a juvenile form.

The profundity of structural changes accompanying metamorphosis is directly related to the degree of specialization of the larva. In some trochophore larvae (the pilidium of Nemertini and endolaryes of Polygordius) and also in the Insecta Holometabola the specialization of larval parts is so deep and profound that the definitive animal body develops from the imaginal primordia (discs) hidden under the larval epidermis. The metamorphosis in Phoronida, Echinodermata, and Ascidiacea recapitulates, in general outline, the structural changes that have happened during the evolution of these animals.

7. Formation of the definitive morphological pattern

Each animal phylum is characterized by its proper morphological pattern. This concept comprises the certain set of organs that constitute the animal body and the location of these organs relative to each other, i. e., the type of symmetry. The main constituents of a type of symmetry are morphological axes and the number of radii or metameres. The relations between the animal-vegetal axis of the gastrula and the morphological axes of the adult animal may be different.

In Cnidaria the animal-vegetal axis of the larva coincides with its antero-posterior axis: the sensory elements are concentrated in the anterior pole of the larva, while the blastopore of the larva is located at the posterior pole. After the settling of the larva the mouth breaks out on the posterior pole replacing the blastopore. Thus, the animal-vegetal axis turns into the main axis, the axis of radial symmetry of the animal. The coincidence between the animal-vegetal axis and the main body axis of the adult animal Hatschek designated as the protaxy, while all deviations from such relationships was called the heteraxy.

It is supposed that in free swimming radially symmetrical ancestors of Bilateria the blastopore, and further the mouth, were also located at the posterior end. However, after the passage to crawling mode of life the posterior position of the mouth appeared to be functionally inconvenient. Such a disadvantage might be bypassed through the inversion of the physiological antero-posterior axis. Nevertheless, in Bilateria the vegetal pole turns into the anterior end only in some extraordinary cases (in Cephalopoda) and only as a result of complicated changes in the developmental pattern. Instead, in the bulk of lower Bilateria (Scolelecida, Echiurida, Phoronida, lower Mollusca, and some Polychaeta) the mouth is displaced along the ventral side toward the anterior end. In the ontogenesis it occurs due to spreading of the ectoderm in the area of the postero-dorsal meridian of the gastrula, i. e., through a bending of the animal-vegetal axis (a particular case of the heteraxy). In the Coelomata with spiral cleavage the area of such a spreading growth arises almost entirely from the descendants of the blastomere 2d and is called the somatic plate. In most Mollusca and Polychaeta the direction of growth in the somatic plate changed in such a way that besides the blastopore is displaced forward it also takes a slit-like shape and encloses beginning with its posterior end. Finally, the mouth arises at the site of the blastoporal anterior residue.

In Clitellata the somatic plate takes the shape of teloblastic ectodermal hands growing along the lateral margins of the blastopore. The enclosure of the blastopore occurs due to these hands approach to each other at the vegetal pole. Finally, only two openings remain, on the anterior and posterior ends of the former blastopore. These openings turn later into the mouth and anus (the most reasonable way of development of a through intestine). As a result of this process the plagiaxy arises, i. e., the situation when the animal-vegetal

and antero-posterior axes cross each other at the direct angle. The plagiaxy is also revealed in Nematoda and Insecta.

The most efficient way to attain the anterior position of the mouth is represented in the cases, when the mouth arises in the anterior end with no connection to the blastopore. The latter remains in the posterior end restoring therefore the relations of protaxy. The development of the secondary mouth makes unnecessary the complicated processes of uneven growth and displacement of primordia and represents a striking example of developmental rationalization. The secondary protaxy is characteristic of lower Deuterostomia: it is revealed in Enteropneusta and larvae of Echinodermata and also in Chaetognatha, some Crustacea (Decapoda), and Araneina. Among the Chordata, in Acrania, larvae of Ascidiacea, and Anamnia the promorphological relations are similar to protaxonic ones, while in Amniota they are close to plagiaxy.

The diversity in promorphological relations under the unique adult morphological pattern (for instance, in Polychaeta, Clitellata, Araneina, and Insecta) is a result of changes in ontogenetic mechanisms and do not have any phylogenetic value. However, these relations recapitulate the phylogenesis in the cases, when the morphological pattern of the adult animals differs strikingly (for instance, in connection with the sedentary mode of life: in Phoronida, Echinodermata, and Ascidiacea).

The morphological pattern of some Bilateria includes metamerism, i. e., the more or less regular recurrence of some organs along the longitudinal axis. To the phenomena of such a kind belong the metamerism in Cestoda that occurs due to multiple unfinished transversal division, the segmentation in polymerous animals (Annelida and Arthropoda), and the regionation in oligomerous animals (Tentaculata, Chaetognatha, Pogonophora, and Hemichordata). The regionation (the body subdivided into the prosoma, mesosoma, and metasoma) is also the main focus in the organization of Echinodermata and Chordata. However, in the former it is concealed by a radial symmetry that arises during the metamorphosis, while in the latter the secondary segmentation of the posterior division (the metasoma) is revealed.

Of many polymerous animals the phenomenon is characteristic that is called the primary heteronomy of segments. At first, the body of an embryo or larva is simultaneously divided into several so called larval segments, then a growing zone arises in the posterior end and successive development of the remainder (postlarval) segments begins. The primary heteronomy of segments was initially interpreted in the way of recapitulation: it was explained as an evidence of the origin of polymerous animals from oligomerous ones. A great importance was attached in this connection to the number of larval segments. On the grounds that in different classes of Arthropoda the different number of larval segments is revealed, the hypothesis was advanced of a polyphyletic origin of this phylum. However, it seems to be more correct to distinguish more ancient and more recent modes of segment development rather than more ancient and more recent segments themselves. It is possible that in the early evolution of polymerous animals an increasing in segment number actually took place. When the number of segments was still low, they all might arise simultaneously, but since their number reached a certain critical value a new mechanism of their development was required and such an extended time scale mechanism (of the successive development of the segments) appeared indeed. From this point of view the number of segments developing according to larval type is of no phylogenetic value. However, it should be emphasized that in Chordata the role of larval segments is played by the body regions that are homologous to those in other Deuterostomia, where they are actually more ancient and have a phylogenetic value.

During ontogenesis the organs that constitute the animal body develop in a certain sequence. According to the law formulated by Baer, the characters common for a certain group of animals arise prior to particular characters. The embryos that are similar in early stages of development gradually become more and more different (the divergence of embryos). In the opinion of some authors, this law deals only with the organogenesis in

Vertebrata and does not pertain to other phyla and to early developmental stages (they mention, in particular, that even in the egg structure the significant differences are already revealed).

To interpret correctly the Baer's law, one should distinguish the strategy and tactics of ontogenesis. The processes should be designated as *strategical ones*, that realize directly in forming of the definitive morphological pattern. The tactical processes represent different modifications of the strategical ones; they have adaptive value or arise as a result of developmental rationalization. Thus, the cleavage of the egg is of a strategic value in Metazoa, because it is required to attain the multicellular condition. On the other hand, the completeness, degree of determination, and geometrical type of the cleavage belong to the tactics of development. The second strategically important process is the gastrulation. Since the beginning of gastrulation the development routes of Radialia and Bilateria deviates (the first event in the ontogenetic divergence). In this period it is defined whether the animal body will be composed of two or three layers. Later, in the ontogenesis of Bilateria the deviation of Scolecida and Coelomata takes place and then (or almost at the same time) the Amneta, Polymera, and Oligomera diverge.

In the lower Deuterostomia after the stage of oligomeric larva (dipleurula) the ontogenetic divergence takes place that reflects the actual phylogenetic events: the Enteropneusta take a vermiform shape, whereas the Echinodermata undergo a complicated metamorphosis and pass from the bilateral to radial symmetry.

Although the Chordata have lost the stage of dipleurula (the changes in the developmental tactics), they pass during the ontogenesis through an oligomeric stage. A strategically important novelty in their development is represented with the secondary metamerization of the metasoma. The main features of the morphological pattern arise in Chordata at the neurula stage, whereupon deviate the routes of Acrania, Tunicata, and Vertebrata.

Thus, if to discuss the strategy of development, the Baer's law is concerned with all stages and all phyla of Metazoa and the origin of the phyletic differences itself conforms to this law.

8. Life cycles and their evolution

Life cycle is understood as a cyclic succession of stages characteristic of a species and consecutively replacing one another so that finally the initial stage comes again. A life cycle may include one or several generations, therefore the monogenetic, digenetic, trigonetic, etc. life cycles are distinguished. The complicated life cycle often comprises an alteration of different types of reproduction: the common sexual and parthenogenetic reproduction (the heterogony) or sexual and asexual reproduction (the metagenesis). The heterogony is reviewed on the example of the paedogenetic Diptera (Cecidomyiidae) and Trematoda. The discussion around the metagenesis in Cnidaria, some worms, and Tunicata follows the introduction that presents main information about the asexual reproduction in animals.

9. Conclusions: the types of development and their evolution

During the progressive and adaptive evolution the Metazoa have acquired the different types of development. This term designates the historically originated complex of ontogenetic characters correlatively interconnected and characterizing each group of animals. There is an evolutionary continuity of different types of development: within each type different modifications are revealed that reflect the evolutionary process of the origin of this developmental type and further arising of the new types within the former one. Therefore, sometimes the types of development are not delimited clearly enough. Provisionally, 18 types of development are distinguished. Their evolutionary relationships are represented in the scheme (Fig. 215).

УКАЗАТЕЛЬ СПЕЦИАЛЬНЫХ ТЕРМИНОВ

- Аборальный диск (орган) 333, 335, 337, 338, 385, 387, 388, 391, 392, 399, 480
 Агамный период жизненного цикла 14
 Адельфофагия 265, 266, 296, 324
 Адоlescария 473
 Адоральный зона 306, 307, 334, 404
 Адултация 18, 333, 338, 340, 404, 433
 Акросоме 22, 32, 33
 Акросомная реакция 22, 32
 Акротрох 307, 311
 Аксоцель 212, 213, 215, 348, 356, 369, 401
 Актинелла 304
 Актинотроха 375-379, 397-400, 403-405, 500, 582, 503
 Актинула 16, 303, 486, 487, 497
 Аллантоидальная плацента 287, 288, 291
 Аллантоис 136, 224, 247, 248, 278, 280-283, 280-291, 293-295
 Амнион 90, 197, 198, 230, 244, 245, 249, 253, 267-273, 280-283, 290, 293
 Амфибластула 40, 51, 54, 164, 165, 168, 304
 Анаболлия 6, 7, 14, 467
 Анаморфоз 409, 415, 467, 499
 Анизогамия 19
 Анимальный полюс 28, 30, 30, 40, 41
 Анцеструла 207, 385-387
 Аппикальный орган 306, 311, 315, 316, 322, 323, 333, 338, 347-350, 363, 365, 376, 381, 309
 Архаллакис 6, 7, 14, 467
 Архентерон 61, 62, 170, 206, 200-212, 214, 216, 217, 225-227, 230, 231, 232, 239, 240, 256, 258, 261, 340, 341, 378, 379
 Археотрох 340, 341, 378, 379
 Архиметаморы 259, 463
 Архитомия 477
 Атрохула 315, 316, 344, 403, 405
 Аурикулярия 356, 358, 359, 367, 374, 404, 405, 434, 445
 Аутозоид 489
 Билатерогестрия 12, 446, 486
 Биогенетический закон 5, 467
 Бластогенез 8, 10, 478
 Бластодерма 96-98, 136, 152, 190, 200
 Бластодиск 28, 99, 130, 190, 198, 230, 232-235, 239, 243, 252, 253
 Бластозоид 207, 212, 222, 223, 385, 430, 431, 473, 480, 484, 485, 488, 489, 491-493
 Бластокинез 200, 267, 268
 Бластоконы 100, 101, 190
 Бластомеры 46, 100
 Бластопор 39, 64, 65, 122, 159, 181, 182, 184-186, 189, 191, 193, 200, 201, 203-206, 209, 210, 212, 217, 225, 226, 228, 230, 232, 234, 235, 237, 239, 240, 242, 251, 252, 263, 448, 449, 451, 455, 458
 Бластостиль 482
 Бластоцель 99, 100, 142, 152, 231, 232, 254, 255
 Бластоциста 142-145, 150, 244, 245, 247, 249
 Бластула 10, 149-152, 251, 253
 Боковая пластинка 224, 229, 242
 Брахиолярия 353-356, 366, 367, 374, 375
 Вегетативный полюс 28, 29, 38, 40
 Велднер 7, 16-18, 184, 327-329, 331, 339, 340, 403-405, 450
 Висцеральный листок мезодермы 187, 229
 Вителлофаги 97, 117, 195, 138, 200, 265
 Вителлоциты 174, 176-178
 Вителлярный 25
 Вителлярия 365
 ВКМ (внутренняя клеточная масса) 141-144, 247-249
 Внутренний (метасомальный) мешок 383-385, 387-390, 392, 398
 Вторичный рот 347, 372, 406, 453, 457-459, 500, 502
 Гаметы 8, 10
 Гастрей 121, 154, 251, 340
 Гастрозоид 482, 493
 Гастронейрон 340
 Гастроцель 159, 254, 255
 Гастропле 251, 254
 Гастропляция 10, 39, 66, 97, 146, 151, 153-251, 263
 Геммула 165, 169, 479
 Гензеновский узелок 240-244, 249-251
 Гермарий 25, 26
 Гетераксония 444, 447
 Гетерогония 407, 471-475, 499
 Гетеронормальность сегментов 461, 466
 Гетеротопия 6, 7, 398, 433, 443-446, 448, 451, 457, 459
 Гетерохрония 6, 7, 22, 204, 273, 293, 327
 Гидатиды 408, 409, 488

Гидрофиль 212, 213, 215
 Гипобласт 157, 202–204
 Гипогенез 448
 Гипотеза
 – билатерогенеза 12
 – кортикального поля 31, 147, 148
 – плакуны 12
 – планулы 12
 – полиэнергиднал 10, 11, 103
 – спиноспоры 15
 – трохи 12
 – фазовой эволюции онтогенеза 9
 – целлюляризации 10
 Гистобласты 416
 Глаукотоз 411
 Глохидий 327
 Гонозоид 493
 Генотом 219
 Генофор 16, 17, 483, 485
 Гоницит 20–22, 239
 Грушевидный орган 383–385, 387–389, 392, 399

Девияция 6, 7, 14
 Дезэмбрионизация 17, 278, 296, 297, 316, 321,

Дейтеростомия 457–459
 Лейтотаммеры 259, 463
 Пеламинация 10, 12, 13, 39, 158–161, 166, 168, 172, 190, 195, 196, 198, 208, 210, 219, 226, 233, 235, 238–240, 251–253, 238–240, 251–253, 255, 263, 498, 501
 Перитом 219
 Диплевула 263, 300, 346–349, 352, 363, 367–375, 379, 380, 403–405, 434, 439, 443, 500, 502, 503
 Дискобластула 151, 152, 251, 254
 Диссогония 114
 Полиолария 348, 355, 357, 363, 365, 367, 368, 374, 404, 405
 Пробление 10, 42–152
 – анархическое (беспорядочное) 49, 94–96, 106, 107, 125
 – биеатеральное 43, 40, 49, 63, 78–94, 104, 106, 107, 111, 112, 121, 128–132
 – гетероквадрантное 47, 69, 70, 73–75, 82, 112, 120, 121, 127, 128–132
 – голобластическое 49, 103, 136
 – гомоквадрантное 69, 70, 74, 75, 107, 112, 120, 121, 127, 128, 135
 – декстральное 60, 69, 147
 – детерминированное 44–46, 265
 – дискоидальное 49, 63, 64, 98–103, 131, 136, 130, 190, 198, 220, 238, 252, 255, 263, 501
 – дисимметричное 49, 64–66, 104, 106, 111
 – дуэтное 75, 109, 112–116, 120
 – квартетное 68, 113–117, 120, 134
 – меробластическое 49, 98, 103, 135, 136, 223, 229, 251
 – мозаичное 44, 46
 – монетное 76, 79, 82, 108, 114, 129, 131
 – ортогональное 49, 76, 77, 111
 – поверкностное 10, 11, 49, 96–98, 127, 131, 132, 190–200, 263, 499
 – псевдоспиральное 55, 57, 58, 60, 91, 107, 112, 113, 127

– радиальное 43, 48, 49, 55, 57, 60–64, 80, 82, 86, 103, 104, 106–108, 111, 112, 117, 128, 131, 263, 393, 499, 502
 – регулятивное 44–46
 – синистральное 60, 69, 147
 – солное 76, 79, 108, 113, 120, 134
 – спиральное 43, 48, 49, 55, 60, 66–76, 82, 86, 91, 103–100, 111–135
 – табличное 49, 52
 – тотрадрическое 49, 55–60, 93, 98, 106, 107, 109, 111, 112, 498

Желтое тело 291, 292
 Желток 24, 28
 Желточная мантия 116, 173, 201, 282
 Желточная оболочка 32, 33, 37
 Желточная подушка 223, 225, 226, 229, 252, 255
 Желточная пробка 225, 230, 233, 234, 252
 Желточная энтодерма 101, 187, 190, 195, 198, 200, 204, 229, 233, 235–239, 242, 249, 252, 233, 279
 Желточные клетки 95, 115, 117, 119, 197, 198, 200, 203, 204, 270
 Желточный мешок 100, 136, 190, 191, 232–234, 238, 244, 245, 247–250, 252–254, 265, 278–283, 285–287, 290–295
 Желточный синцитий 117, 118, 147, 200, 203, 255, 269–271, 275
 Живорождение 95, 265, 269–273, 283–295, 391, 392
 – аденотрофическое 269
 – гемоцельное 269–271, 278
 – плацентарное 250, 252, 269, 271, 284, 501
 – псевдоплацентарное 269

Закон Бэра 5, 7, 467–470
 Зародышевая полоска 98, 123, 177, 195, 198–201
 Зародышевое пятно 97, 193–195, 198–202, 439
 Зародышевые листки 10, 153–257
 Зародышевый диск 97, 101, 148, 190, 270
 Зародышевый щиток 239, 249, 253, 293
 Зигота 8, 10
 Зоантелла 304
 Зоантина 304
 Зона роста 72, 125, 185, 189, 190, 193, 195, 197–202, 205, 228, 259, 315, 316, 401, 403, 406, 411, 446–448, 450, 460–467
 Зооспора 14, 15, 105
 Зоотип 442
 Зоа 410, 411

Извращение зародышевых листков 161, 164, 165, 167, 168, 176, 179, 247, 248, 257, 266, 267, 271, 305, 497
 Изогамия 19
 Иматинальные диски 205, 322, 323, 325, 343, 380, 416–418
 Имаго 415
 Иммиграция 40, 146, 151, 158–161, 164, 168, 191, 193, 198, 199, 202, 206–211, 217, 263
 Инлагинация 12, 14, 151, 154, 159–161, 165, 170, 179, 182, 191, 202, 206, 210, 211, 216, 217

Инкурвация 50–52, 54, 106
 Инфузориформ 134, 135

Каликсонула 303
 Калиммониты 96
 Кентрогон 413, 414
 Кинобласт 13, 154, 156, 157, 167–169, 257, 261, 443, 497, 498
 Корацидий 319, 321, 407, 476
 Кормилка 455, 492
 Кормус 478
 Корона 381, 384, 385, 387–389, 392, 393
 Кортекс (кортикальный слой, поле) 23, 30, 31, 36, 68, 74, 147, 148
 Кортикальная реакция 33, 36
 Криптометаболия 299
 Куколка 357, 358, 361, 363, 365, 368, 373–375, 416, 420

Лазидия 327
 Ларвальные сегменты 189, 190, 461, 467
 Лептоцефал 436
 Лейтотаммер 409
 Линька 409
 Личинка 296–300
 – атрохная 308, 311, 340, 341, 343, 344, 372, 404
 – бластулообразная 159, 164, 165, 168, 104, 297, 298, 310, 315, 327, 342, 348, 356, 404, 497
 – вторичная 299, 406–439, 499
 – теттевская 316, 318, 320, 325
 – желточная 118, 170, 177, 178, 265, 499
 – иватовская 323–325
 – инкапсулированная 265
 – лейцитотрофная 298, 403, 497
 – повеновская 306
 – лютеровская 318
 – моллеровская 114, 298, 316–328, 338–344, 346, 379, 405, 438
 – несвободная 117, 125, 265
 – перличная 299–406, 439
 – планктотрофная 297, 298, 403, 497
 – серозная 326
 – трилобитная 415
 – цидиплоидная 7, 113, 114, 407
 – циприсовидная 7, 206, 308, 411, 413, 414
 Лобифора 317, 338

Макрогамета 14, 19, 23
 Марита 407, 473, 474, 476, 477
 Мегалопа 410
 Медуза 303, 477, 481–487
 Медузоид 493
 Мезенхима 61, 62, 79, 179, 187, 188, 211–214, 229, 258–261
 Мезобласт 72, 78, 115, 117, 120, 121, 174, 179, 181
 Мезодерма 10, 66, 79, 83, 92, 108, 117, 122, 126, 127, 130, 134, 153, 154, 156, 158, 257–262, 498
 Мезодермальные полоски 72, 73, 115, 117, 124, 184, 187, 189, 258–260, 262, 313, 315–328
 Мезотсбласты 194, 195
 Мезотрох 307, 308, 345

Мезонель 212, 217, 219, 230, 259, 348, 349, 377, 401, 461–463
 Мезоктолсма 174
 Мезонтодерма 172, 190, 193, 198, 203, 207, 258, 262, 352, 381
 Мерициты 239, 238, 252
 Метагамный период жизненного цикла 14
 Метагастрей 486
 Метагенез 460, 471, 474, 475, 477–493
 Метазоа 411
 Метакалиты 342
 Метамерия 459
 Метасорфоз 8, 10, 15–17, 157, 164–163, 176–172, 205, 207, 296–439
 Метанауплиальные сегменты 193, 409, 411
 Метанауплиус 409, 412, 413
 Метасомальный карман 377, 380, 398, 399
 Метатрох 306–316, 325–328, 340, 342, 344, 404, 502
 Метатрохофора 17, 308–313, 315, 316, 326, 327, 346, 403, 405, 409, 438, 469
 Меташель 212, 217, 219, 340, 349, 377, 401, 461–463, 473, 474, 476
 Метациркария 156, 189, 204
 Меторизис 125, 156, 189, 204
 Микрогамета 14, 19
 Микропиле 32
 Миотом 219
 Мирацидий 179, 319–321, 407, 473, 476, 477
 Митрария 310, 311, 315, 341
 Моногамия 14, 149
 Морула 134, 136, 141, 144, 151, 152, 159, 166, 172, 195, 210

Науплиальные сегменты 153, 463
 Науплиус 193, 300, 409–414
 Нейробласт 78, 125, 217, 220, 228
 Нейропор 217, 228
 Нейротрохоид 306, 307, 311, 315, 345
 Нейрула 228, 229, 421, 441, 469, 470
 Нейруляция 217, 228, 241
 Нектосома 315
 Нектохета 315
 Неотения 419, 436, 439, 409
 Неотения 300, 338, 434, 435, 437, 438, 446, 462
 Неотрох 372, 379, 404
 Нервно-кишечный канал 217, 226, 228, 230, 237, 240–242, 250
 Нервный гребень 228
 Нимфа 299, 416, 472
 Нотонейрон 372
 Нотонейруле 434, 435
 Нуклеус 413, 415

Оболочка оплодотворения 33
 Овариоплантоистические 25, 26
 – политрофические 25, 26
 – телотрофические 25, 26
 Омфалоплазма 282, 287–289
 Омфалоплазма 280, 287, 289, 290
 Онкомияраций 94, 178, 320, 321, 439
 Онкосфера 320, 407, 408, 476

огенез 24
 —нутриментарный 24, 25
 —селитарный 24, 25
 —фолликулярный 24, 25
 Оозоид 207, 385, 391, 430, 431, 455, 477, 480, 482, 484, 485, 489, 491—493
 Оплазматическая сегрегация 23, 34, 35, 44, 54, 62, 74, 122, 131, 134, 146—149, 454
 Ососома 20, 102, 274, 276
 Оофагия 266, 282
 Офиоплотеус 350, 361, 367, 368, 375, 405

Палингенез 6, 7
 Палинтония 14, 15, 42, 52, 149
 Парабласт 99, 235
 Паратомия 479
 Паренхимелла 13
 Паренхимула 16, 159, 160, 162, 164—168, 298, 301, 303, 304, 403, 407, 484, 497
 Паритетальный листок мезопериты 187, 229
 Партеогенез 471, 472, 475, 477, 478
 Перус 327, 330, 333
 Педивелигер 329, 330
 Пелогенез 269
 Педоморфоз 434, 438
 Пелагосфера 326, 346, 403, 403
 Пентактя 369, 370
 Пентагула 357, 358, 367
 Первичная полоска 240—242, 249—251, 253, 293, 294
 Перибласт 99, 233—238, 240, 252, 255, 279
 Перибластула 152
 Перидерма 99, 101, 233—237, 293
 Перикалима 342—344
 Периплазма 25, 27, 31, 37, 96, 97, 233
 Пескоройка 435
 Пилидий 290, 321—325, 341, 343, 344, 346, 403, 405, 446
 Плагиаксония 312, 399, 449, 450, 452, 455, 500
 Плакула 12, 140, 151, 152
 Планула 12, 16, 57, 159, 162, 298, 301—303, 403, 486, 497
 Плацента 137, 138, 266, 284—286, 289
 —темнокоричневая 292
 —гемогидротелиальная 292
 —дискоидальная 291
 —диффузная 291
 —зонарная 291
 —квиледонная 291
 —лабиринтная 291
 —смыдесмокоричневая 291
 —эндотелиохориальная 292
 —эндотелио-эндотелиальная 290
 —эпителиохориальная 291, 292, 294
 Плектантисон 245, 246, 293
 Плерицеркоид 320, 407, 438, 476
 Плотное полярное вращение 159, 161, 165, 179, 182, 191, 203
 Плотеус 348, 355, 361, 363, 367, 368, 374
 Попит 301, 303, 477, 481—487
 Полиэмбриония 205, 208, 257, 271, 275, 276, 270, 381, 392, 444, 475, 479, 480
 Пововой детерминант 24, 31, 30
 Половой авчток 82, 83, 91, 171, 172, 192—194, 197, 198, 210, 277, 278, 474

Полярная лопасть (плапы) 27, 34, 38, 69, 70, 72—75, 147
 Полярность яйца 28, 29, 35, 38—41, 104, 109, 111, 114, 309
 —вторичная (анимально-вегетативная) 30, 38—40, 90, 114, 139, 140, 144
 —первичная (протозойная) 30, 38, 40, 51, 58, 98, 104, 114, 130
 Постларвальные сегменты 189, 196, 461—464, 466, 467
 Посттрохофора 326, 338, 339
 Почкование 190, 206, 207, 336, 354, 385, 392, 409, 460, 478, 479, 482, 497
 —мезобластическое 220, 222
 —неотеническое 536, 393
 —паллеальное 221, 222, 490
 —пилорическое 221, 222, 490
 —сосудистое 490
 —столонильное 221, 222, 492
 —ткгобластическое 220, 221
 —энтерозепикардильное 220—222
 Правила Гертвига 43, 60, 68, 69, 104
 Преанцеструла 385
 Прехордальная пластинка 226, 227, 238, 234, 241, 250, 256, 257
 Проамнион 241, 280, 290
 Прогамный период цикла 14
 Прогестерон 291, 292
 Пролиферирующий столон 221, 222, 455, 490—492
 Протаксония 380, 448, 449, 451—453, 456, 500
 Протоактинула 407
 Протогонозоид 493
 Проторея 371, 372
 Протостомия 457, 459
 Прототрох 72, 73, 104, 121, 125, 127, 306—311, 315—318, 322, 325, 327, 328, 333—336, 338, 340, 342, 344—346, 403, 404, 502
 Протоцель 212, 216, 218, 219, 230, 259, 348, 349, 377, 401, 502
 Протрозоон 339
 Протрохофора 313, 316, 344
 Протрохула 313, 316, 318, 322, 339, 340
 Процеркоид 407, 470
 Псевдометаморфия 459, 461
 Псевдоплацента 266
 Псевдотрохофора 342
 Пулочный стебелек (канатик) 280, 287

Рационализация развития 17, 165, 167, 168, 249, 433, 466, 468, 494
 Редия 407, 473—477
 Редукционный полюс 20
 Рекапитуляция 5—8, 11, 156, 223, 220, 433
 Репродуктивная стратегия 15, 16, 290, 468
 Ресничный шнур 347
 Ретикулоплазма 27, 97

Сероамниотическая спайка 280, 282, 283
 Сероамниотический канал 282, 283
 Сероза 98, 197, 198, 238, 244, 267—274, 278, 281—283

Серый серп 35
 Сингамия 33
 Сингамный период цикла 14
 Сиззооспора 15, 105
 Сифонула 303, 485
 Склеротом 219
 Соматическая пластинка 67, 71, 72, 74, 115, 120—122, 185, 447, 448, 450
 Соматобласты 70—74, 104, 107, 120—124, 126, 127, 185, 346, 447
 Соматоплеура 107
 Соматоцель 213, 215, 217, 340, 356, 369, 401
 Сомитобласты 124, 187
 Сориты 9
 Сосудистое поле 279
 Сперматогенез 22, 23, 32—35
 Спланхноплеура 107, 229
 Спланхнотом 219
 Спланхноцель 219
 Спорогония 475, 478
 Споросиста 407, 473—477
 Статобласт 479
 Стенокалимма 342
 Стерробластула 151, 152, 139, 160
 Столон 221, 222, 316, 484, 485
 Столонизация 316, 409
 Стомобластула 51, 53, 54
 Стробилиция 221, 460, 478—482, 486—490
 Схизамнион 245, 246, 249, 293
 Схизогамия 316
 Сцифистома 481, 482, 487

Табличная палинтония 49, 51, 52, 105, 106, 112
 Телобластический способ образования мезодермы 206, 258—260, 262, 268, 313, 376, 460, 498, 502
 Телобласты 72, 73, 122—126, 184, 105, 187—189, 193, 194, 206, 210, 216, 259—262, 307, 313, 411
 Телотрох 72, 73, 215, 306, 311, 323—325, 327, 340, 344, 347, 349—351, 374, 376, 377, 379, 400, 404, 502
 Темная пластинка 306, 315
 Теория архицеломатная 188, 258, 259, 340, 379, 446, 457
 —гастрен 12, 14, 160, 251
 —зародышевых листков 153, 155, 156, 167, 177, 205, 206, 223, 248, 251, 385
 —кормуса 460
 —венозойная 480
 —параллелизма 5, 6
 —первичной гетерономности сегментов 461
 —полизойная 488
 —стробилирная 460, 461
 —трохеи 12, 340, 341, 372, 379
 —трохофорная 339, 460
 —фагоцитоллы 13, 14, 168, 169, 197, 258, 260, 261, 461, 463, 464
 Тетрагемная схизометамерия 488
 Телофора 333, 330
 Торнария 215, 216, 347—351, 367, 374, 404, 502, 503
 Торня 371, 372, 379, 459
 Торсионный процесс 450

Тритометаморфы 259, 463
 Трихогон 414, 415
 Трихосфера 325, 342
 Трофантисон 266, 271, 273—278
 Трофобласт 139, 141—146, 150, 244—249, 253, 290—293
 Трофоциты 25, 26, 30
 Трофактоперма 138
 Трохея 12, 340, 341, 371, 372
 Трохобласты 67, 72, 121, 127, 210, 212, 307
 Трохофора 17, 18, 72, 75, 101, 104, 113—115, 121, 122, 184, 185, 263, 298, 306—345, 347, 378—380, 393, 397, 403—486, 438, 439, 450, 460, 499, 502, 503

Умселлярия 395, 397, 398, 400, 405, 500
 Установка развития 17, 40, 43, 54, 101, 104, 107, 111, 114, 346, 450, 487, 494

Фагоцителлы 13, 15, 154, 168, 169, 172, 174, 177, 260, 299, 305, 446, 496, 497
 Фагоцитобласт 13, 14, 154, 156, 157, 167, 169, 173, 174, 177, 188, 257, 260—262, 443, 465, 497
 Филлопор 51, 52
 Филлосома 410, 411
 Филотип 442
 Филотипическая личинка, стадия 442, 443
 Филэмбриогенез 6
 Фина 408
 Форозоид 493
 Фрустула 482
 Фуркошерхия 319

Хвостовая почка 228, 237, 240, 241
 Хордобласты 78
 Хориоаллантоис 282, 288—290
 Хориоцителлиновая мембрана 280
 Хорион 37, 280, 287—290, 283, 472

Целенхима 179
 Целобласт 188
 Целобластула 138, 142, 150—152, 158, 176, 206, 210, 223, 248, 255, 301
 Ценогенез 6, 7, 399, 433, 441
 Ценохистил 489
 Центроплазма 25
 Ценур 408, 488
 Церкорула 304
 Церкария 407, 445, 473—477
 Циатозоид 455, 492
 Цистисерк 408, 409
 Цистисерколл 408, 488
 Цифонаут 207, 381, 384, 387, 389, 391—393, 398—400, 405, 439, 500

Экдизон 409, 419, 420
 Экзопарва 315, 344
 Экзоцелом 247, 248, 280—283, 288, 289, 293
 Экскурвация 50, 51, 52, 54

Эктодерма 10, 66, 67, 79, 83, 92, 105, 108, 117, 124, 127, 134, 153, 154, 156, 158, 257, 261
 Эктомезенхима 259, 260
 Эктомезодерма 72, 120, 121, 179, 182, 187, 188
 Эктоплацентарный конус 247, 293
 Эктотелобласты 122–124, 186, 194, 195
 Экотроф 284, 295
 Эмбриобласт 139, 140–164, 146, 150, 244–246, 248, 253, 259
 Эмбриональные оболочки 98, 101, 116, 117, 120, 125, 136, 176–170, 198, 238, 273, 278, 201, 283
 Эмбрионизация 16, 17, 205, 296, 299, 301, 316, 319, 324, 325, 343, 346, 404, 499
 Эндоларва 310, 315, 326, 340, 342–345, 362, 378, 388
 Энергиды дробления 96, 198
 Энтеробласты 72, 188, 115, 124, 174, 179, 187, 180
 Энтероцельный способ образования мезодермы 376, 380, 446, 460, 500, 502
 Энтобласты 70, 174, 115, 228
 Энтодерма 18, 66, 67, 79, 82, 85, 92, 115, 117, 126, 127, 130, 134, 153, 154, 156, 158
 Энтомезодерма 72, 120, 126, 179, 182, 187–189, 258, 261, 262, 499
 Эпибласт 197, 202–204, 230–235, 238–240, 242, 243, 245, 247, 249, 253–255
 Эпигония 82, 146, 151, 159–151, 168, 170, 173, 176, 182, 191, 202, 210, 219, 225, 226, 233–237, 252, 497, 499, 501

Эпиморфез 409, 411, 415, 499
 Эпителизация бластуны 150
 Эпитокия 316, 407, 409
 Эфира 481, 482, 486, 487
 Эхинопотеус 359–362, 367, 380, 405

Ювенильная стадия, форма 16, 17, 279, 300, 314, 407, 408, 415, 436
 Ювенильный гормон 419–421

Яйца алецитальные 25, 37, 138
 — изолецитальные 25, 37, 38, 02, 115, 131, 138, 139
 — макролецитальные 25
 — микролецитальные 25
 — олиголецитальные 25, 37, 252
 — полилецитальные 25
 — телolecитальные 25, 27, 37–39, 49, 98, 101, 131, 132, 262, 490, 580
 — центролецитальные 25, 37, 49, 498, 499
 — экзолецитальные 37, 95, 115
 — эндолецитальные 115
 Яйцевые оболочки 36–38, 105, 106, 117, 238, 265, 269, 273, 280, 296
 Яйцезиворождение 238, 269, 283, 284, 287, 295

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ¹

Aranthocephala 82, 498
Ascaris 330
Acoela 11, 14, 75, 106, 113–115, 172–174, 172, 262, 318, 446, 498
Acoelomata 469
Acoelomorpha 319
Acrania 217, 434, 469, 547, 548
Actinotrocha 376
Actinotrochozoa 379
Aeschna 420
Agelena 199
Agemiaspis 205, 273–276
Aglantha 56, 57, 59, 64, 111
Aglauro 406
Aiptasia 304
Alcyonidium 383, 384, 389, 392
Allolobophora 73
Amaroucium 424, 425, 431, 432, 480
Amblystoma 228, 430
Ametra 469, 548
Ametabola 415
Amia 223, 254
Ammocoelus 435
Amniota 7, 135, 229, 236, 238, 253, 254, 279, 280, 283, 295, 308, 430, 453, 547
Amphilebo 438, 439, 447, 488
Amphisbetia 29, 40, 55, 57–58, 64
Amphitrite 307, 308, 313, 448
Amphiura 367
Anacanthoermes 463
Anamnia 223, 227, 229, 230, 233, 236–238, 340, 252, 254, 279, 280, 283, 295, 456, 496, 547
Angitia 273
Anguis 279
Annelida 69, 132, 182, 262, 407, 496, 547
Anopernis 172
Anopheles 203
Anostraca 128, 193
Antechinus 137
Antedon 363, 364, 365
Antherea 420
Anthopleura 304
Anthozoa 58, 159, 161, 304, 458, 481, 486, 407
Anura 21, 225–228, 238
Aphelenchoides 90
Aphelopus 103
Aphidius 103, 273, 274
Aphroditidae 311
Apomorphia 24, 271, 272
Aplidium 431, 432
Aplousobrenchiata 420
Aplysia 328
Apoda 230
Appendiculariae 489
Apterygota 267, 415, 421
Arachnida 88
Araneina 545, 547
Arbacia 31, 148
Archibolateria 262, 496
Archipsocus 271
Archoophora 115, 117, 118, 173, 177, 346, 498
Area opaca 21, 238, 248, 241, 279
 — *pellucida* 21, 238, 248, 241
 — *vasculosa* 279
Arenicola 71, 313, 447, 448
Areolaimida 88
Argonauta 103
Argyrotheca 203, 394, 395–397
Artemia 128, 192, 193, 451
Arthropoda 11, 96, 98, 132, 191, 258, 263, 409, 439, 545
Articulata 439, 481, 459, 463, 467
Asandra 167
Ascidia 78
Ascidacea 469, 546, 547
Ascopodaria 446
Asellus 194, 195
Aspidochelone 367
Aplanchia 82, 172
Astacus 193
Asterias 353, 354, 355
Asterina 37, 42, 63, 148, 346, 365
Asterioidea 353, 375
Astropecten 353, 355, 366
Astropectinidae 354, 355
Ataenus 408
Atubaria 351
Aurelio 481, 482, 486
Auricularia 356
Autolytus 68, 489
Axonelella 60, 166
Axonolimus 88

¹ Курсивом выделены названия родов, жирным шрифтом — страницы с рисунками.

Balanoglossus 215, 216, 349, 350
Belanus 130, 411, 412
Berensia 354, 336, 337, 446
Barentsiidae 333, 334
Barnes 69
Bdellonemertini 181, 321, 325
Boroe 33, 39, 64, 66
Biflustra 383
Bilateria 12, 38, 40, 41, 59, 63, 78, 91, 101, 107, 111, 114, 120, 121, 127, 170, 188, 189, 258, 259, 261–264, 319, 340, 373, 379, 399, 442–446, 448, 453, 455, 457, 458, 460, 469, 497, 498, 502, 503, 541, 544, 546–548
Bimastus 126
Bivalvia 74, 121, 327, 329, 330
Bivium 358
Blattella 203
Blattodea 270
Bolina 66, 114
Bolinopsis 29, 33
Boltonia 431, 432
Bombinator 224
Bonellia 325
Bothrioplana 117
Botryllidae 221–223, 427, 430, 491
Botrylloides 283, 429–431
Botryllus 427, 430
Bowerbankia 384, 389, 489
Brachidanio 46, 101
Brachiopoda 206, 372, 380, 393, 396–398, 500
Braconidae 246
Bradydema 90
Branchiata 98
Bryozoa 206, 380, 398, 399, 489, 543
Buccinum 76, 266
Bugula 76, 77, 207, 3a1, 387–389
Bulbella 384, 385, 392
Bursa 266

Caenorhabditis 45, 91
Calcarea 164
Calcichordata 373
Callinura 321
Calyptorhynchia 76, 118
Campanularia 307
Capitella 30
Caprella 98
Coraphractus 278
Coraxius 420
Carinoma 446
Carpoidea 423
Coryophyllaeus 488
Cetanolida 115, 318, 319
Catostomus 236
Caudina 363
Cecidomyidae 269, 272, 546
Cephalodiscus 351, 373
Cephalopoda 17, 103, 190, 409, 439, 450, 451, 496, 499, 546
Cephalothrix 79, 321, 322
Cerebratulus 120, 179, 321
Cereus 304
Ceriantharia 445
Cerianthus 98, 304, 445

Cestida 407
Cestoda 170, 263, 296, 489, 547
Chaetogaster 125
Chaetognathe 107, 210, 264, 453, 496, 499, 500
Chaetonoidea 92
Chaetopterus 31, 34, 69, 72, 73, 74, 75, 147, 308, 346, 347, 469
Chalinula 60
Chamesipho 129
Cheilostomata 383, 392
Chelicerata 90, 415, 464
Chilopoda 200
Chiridota 367
Chiroptera 291
Chlorogaster 415
Chordata 372, 373, 421, 467, 546–548
Chromadoria 91
Chrysaora 149
Chthamalus 125
Cnidarioidea 362
Ciliata 11
Ciona 78, 80, 626, 430
Cirratulidae 20
Cirripedia 128, 130–132, 191, 411
Cladocera 128, 132, 191
Cladonema 404
Clathrina 40, 54, 164, 165, 167, 304, 305
Clava 58, 59, 94, 158
Clavelina 221, 222, 425, 430, 432
Clavelinidae 222
Clepsine 69
Clione 330
Clitellata 72, 122, 124, 125, 127, 186, 316, 439, 448–450, 457, 462, 499, 546, 547
Clymenella 309, 311, 315, 316
Clytia 56, 59
Cnidaria 39, 43, 46, 55, 60, 90, 105–107, 140, 158, 160, 257–259, 261, 298, 299, 301, 407, 439, 444, 457, 463, 481, 486, 496, 497, 543, 544, 546, 548
Cnismatocentrum 394, 395
Coelomata 113, 259, 240, 546, 548
Collembola 267
Comanthus 212
Conchifera 327, 450
Conopeum 383
Convoluta 75, 113, 320
Copepoda 128, 131, 132
Copidosoma 273
Cornuta 423
Coronaria 37, 138
Corpora allata 419
Coscinasterias 353
Coturnocystis 424
Crania 208, 394, 396, 397
Crepidula 69, 74, 187, 328
Crinoidae 363, 368, 374, 375
Crisia 390
Crustacea 131, 458, 464, 546, 547
Ctenodrilus 316
Ctenophora 39, 59, 105, 106, 113, 170, 371, 407, 445, 457, 458, 478, 496, 497, 543, 546
Ctenopleura 365
Ctenostomata 383, 392
Cubozoa 163

Cucumaria 58, 357, 358, 360, 367
Cucumariidae 367
Culex 204
Cumingia 31
Cumulus primitivus 190
Cupiennius 199
Cyanea 58, 432
Cylococum 473
Cyclophylliden 118, 178, 179, 407
Cycloporus 115
Cyclops 128, 191, 192
Cyclostomata 208, 381, 385, 387, 398, 392
Cydippe 7
Cydippidae 407
Cyathia 34, 146
Cyphonautes 381
Cyprinodontidae 286
Cypris 411
Cystoidea 370
Cystonectae 485

Derus 267
Daphnia 98, 153
Dasyurus 137, 138, 244, 248, 298
Decapoda 411, 547
Decidua 292
Decidonta 292
Demospongia 60, 163, 165
Dendraster 348, 362
Dendrocoelum 118, 170
Dendrodo 424, 429, 430
Dentalium 27, 69, 72–76, 327, 342
Deuterostomia 60, 80, 141, 229, 254, 258, 260, 262–264, 346, 371–373, 379, 393, 401, 405, 406, 436, 446, 453, 457–459, 469, 499, 500, 502, 547, 548
Diadema 361
Diazona 203
Dicrocoelum 473
Dicyemida 134, 135
Didelphis 137, 138, 289
Didemnidae 221, 222, 490
Dinophilus 25, 498, 459, 460, 462, 465
Diectophymida 88
Diopatra 344
Diapusthoporus 457
Diotocardin 330
Dipleurula 369
Diploblastice 13, 154, 157, 170, 257
Diplopoda 200
Diploptera 271
Diplosoma 430, 431, 480
Diplura 267
Diptera 46, 96, 548
Discusca 394–397
Distaphia 222, 283, 424, 430–432, 498, 491–493
Dodecaceria 488
Doliolide 222, 435, 455, 489, 492, 493, 496
Doliolum 456, 490, 493
Dreissena 327, 329, 447
Drepanoporus 179
Drosophila 30, 42
Drynidae 276
Duplicata cruciata 73

Ecardines 208, 393–397, 399, 400, 405
Echinococcus 409
Echinocyamus 214
Echinodermata 167, 211, 352, 372, 375, 379, 405, 406, 446, 461, 488, 496, 500, 545–548
Echinoidea 359, 375
Echinus 362
Echiurida 68, 128, 105, 260, 262, 325, 448, 457, 546
Echiurus 325
Ectopleura 11, 56, 58
Edwardsia 304, 445
Echeilota 484
Esenia 72, 124, 187
Electra 383, 387
Elephantulus 142, 248, 249
Eleuthera 162, 484
Emplectonema 128, 121, 179

Encyrtidae 274, 276
Enhydria 289
Enhydus 289
Enopha 91
Enoplia 86
Enoplius 86, 87, 171
Entedontidae 276
Enteropneusta 63, 214, 216, 259, 349, 369, 374, 405, 426, 443, 453, 461, 500, 543, 547, 548
Enterocoe 154
Entocolax 331
Entomostraca 98, 191
Ephedrus 274
Ephesia 417, 420
Ephydria 68
Epimeria 327, 447
Eucaryota 447
Eucharis 114
Eucodrus 62
Eudendrium 59, 98, 159
Eumetazoa 11, 486
Eunice 459
Euniceidae 311
Eupomatia 128, 185, 311, 313, 448
Euscelus 441
Euscorpius 197
Eustrongylodes 88, 89
Euthera 138
Evolutio bigemina, e. contorta, e. gemina, e. radialis 440

Farrelia 383
Fasciola 170, 319, 473
Fissurella 398
Flagellata 543, 544
Florometra 361, 365, 368
Flustrella 77, 207
Flustrellidra 77, 384, 392
Fredencella 398
Frenulata 401, 402, 404, 462
Fromia 98
Fulgur 103
Fundulus 28, 99, 101, 233–235, 286
Fungia 204
Funicularia 58
Fusus 187

Galba 473
Galleria 420
Gammarus 98, 120
Gastrobolus 484
Gastroides 407
Gastroneuralia 263, 340, 341
Gastropoda 43, 103, 120, 121, 107, 327, 331, 458, 451
Gastrotricha 92, 107, 444, 543, 544
Geryonia 59, 159, 303, 486
Glandiceps 216, 350
Glomeris 438
Glossiphonia 105, 186
Glossiphoniidae 122
Glossobalanus 350
Glossophaga 249
Glyceridae 311
Gnathostomulida 319
Gobidae 103
Gordiacina 93, 187, 407, 409, 459, 498
Gordius 93
Gymnolaemata 206, 380, 381, 384, 385, 387, 389, 391–393
Gyrodactylus 118, 475, 480

Habrobracon 416
Halcampoides 304
Halictystus 58, 159, 168, 303
Halictoxenos 270, 271
Halitus 75, 327–330
Halsarca 60
Harmothoe 307, 308, 311
Helicodaris 366, 367
Helobdella 124, 125
Hemicentetes 142, 144
Hemicentrotus 148, 245
Hemichordata 211, 256, 349, 373, 375, 379, 406, 459, 461, 463, 496, 547
Hemimetabola 28, 25, 202, 415, 416, 420, 421, 437,

■
Hemimysis 193, 194, 195
Henseniella 467
Heptacarpus 194
Heronimus 473
Hesperocleus 271
Heteraxonia 444, 445
Heteronemertini 181, 321, 324, 325
Heteropandria 286
Heteropeza 269, 472
Heteroptera 271
Heterotanaids 103
Hexacorallia 304
Hirudo 126, 127
Holometabola 28, 25, 202, 204, 205, 267, 415, 416, 418, 420, 421, 466, 546
Holapedium 98, 129
Holothuria 367
Holothuriidea 356, 368, 375
Homocoela 164
Homoptera 271
Hoplodactylus 287, 280
Hoplonemertini 181, 321, 325
Hydra 162
Hydractinia 39, 56, 59, 301
Hydride 401, 484, 487

Hydrocorallin 483
Hydroides 32
Hydroilmax 117, 174, 176
Hydrophiidae 287
Hydrophus 283
Hydrozoa 16, 20, 37, 39, 55, 56, 58, 64, 66, 94, 158, 159, 161–163, 167, 255, 296, 301, 303, 444, 458, 469, 401–487, 497, 544
Hymenolepis 408, 480
Hymenoptera 543
Hypogeophis 230, 231
Hyponomeuta 276
Hypophorella 383
Hypsistozon 222, 284, 295, 430, 431, 491, 493

Ibla 132
Ilyonassa 69, 72–74, 146
Imago 415
Indecidua 292
Inostemma 274
Insecta 472, 545, 547
Irona 97, 193
Ischnochiton 72, 122, 185, 447
Isometra 98
Isopoda 244, 298
Isopoda 193

Kamptozoa 68, 333, 338, 339, 385, 393, 399, 405

Lacerta 256, 279, 287
Laemargus 56
Lanice 311–313, 342
Laodice 56
Larva 397
Lecithoepithetiata 117, 176
Lerolepsma 289
Lepas 128–130
Lepidodermella 92, 93, 108, 109
Lepidonotus 120
Lepidosiren 237
Lepidosteus 223
Leptasterias 365, 366
Leptocephalus 436
Leptosynapta 60
Lernaea 24, 131, 191
Leucochloridium 473
Leucosolenia 49–51, 54, 105, 186, 164, 305, 544
Ligulidae 488
Limicola 122
Limulus 103, 195, 196
Lineus 120, 179, 266, 321, 322, 324, 495
Lingula 76, 208, 399, 394–397
Linope 158, 159, 303, 486
Litomastix 103, 274
Littorina 187, 473
Locusta 420
Loevema 360
Loligo 24, 147, 191
Lopadorhynchus 312, 448, 450
Lophenteropneusta 349, 373, 406, 502
Loxosoma 333

Loxomatidae 333, 334, 336–338
Loxomella 333, 334, 336, 337
Luidia 344, 345
Luididae 353–355
Lumbiconcreus 309, 316, 341
Lymnaea 37, 68, 69, 75
Lynergus 57, 58
Lysidice 309, 316, 341
Lytechinus 148, 347, 362

Mabuya 287
Macrocanthorhynchus 81
Macrocentrus 103, 273
Macrodasysidea 92
Macrosiphum 24
Macrostomida 115, 116, 172, 319
Macrostomum 116, 172, 176, 177
Maetra 31, 327, 447
Malacobdella 179, 181
Malacostraca 98, 191, 193
Maldanidae 311
Mammalia 238, 244, 253, 292, 495
Manis 248
Marphysa 316, 341
Marsupialia 137, 244, 249, 209, 293
Mediaster 366
Megachiroptera 245
Melanoplus 203
Meilita 362, 363, 367, 368
Membranipora 76, 381, 383, 387
Marcierella 316
Mesonephros 229
Mesostoma 76, 118
Mesozoa 134
Meslocharis 278
Metanephros 229
Metatheria 137
Metazoa 5, 8–11, 13–16, 19, 38–43, 46, 49, 59, 83, 103, 105–107, 134, 135, 145, 153–155, 157, 158, 167, 160, 172, 251, 263, 298, 299, 301, 340, 343–346, 439, 441–444, 471, 478, 479, 496, 497, 501, 543, 544, 548

Miastor 20, 269, 472
Microchiroptera 245
Micrura 120, 321, 323, 457
Minona 117, 176
Misgurnus 28
Mitrocoma 56, 57, 404
Miriapiopsis 66
Molgula 35, 426, 431–433
Molgulidae 427, 430, 432
Mollusca 68, 182, 327, 457, 546
Molpadia 367
Monhisterula 88
Monocelis 117, 170
Monogenoidea 178
Monoplacophora 461
Monostyla 82
Monotremata 136, 244, 249, 289, 292–294
Mugginea 56, 59
Muraena 294
Murex 266
Murnus 249
Mustelus 285

Mycophila 472
Mymaridae 278
Myriamida 489
Mytilidae 69
Mytilus 69
Myxilla 60, 166, 304, 305
Myzostomum 69, 465

Naididae 125
Nanomia 56, 59
Nassaria 417
Nassa 187
Nassarius 74
Nathrix 287
Nausitoe 58
Neanthes 311
Nectophrynoides 286
Necturus 438
Nemathelminthes 78, 81, 107, 111, 170, 409, 496, 498
Nematoda 444, 498, 542, 544, 547
Nemertini 68, 179, 188, 321, 457, 546
Neocaplectana 89
Neoceratodes 237
Neomenia 331, 332
Neomysis 97
Neophora 17, 95, 115, 116, 173, 174, 178, 319, 496,

■
Neopilina 461
Neorhabdocoela 117, 118, 174
Nereidae 34, 313, 461
Nereidulum 134
Nereis 313
Neuroterus 471
Niobia 484
Notobranchius 234, 280
Notoneuralia 263
Notoplana 115, 318
Nucula 266
Nucula 331
Nudibranchia 338

Obelia 16, 17, 58
Ocanina 55, 57, 59, 94, 150, 484
Ocelli 311
Octocorallia ■
Oikopleura 228
Oligobranchia 134, 210, 213, 401, 401
Oligochaetus 76, 172
Oligomera 459–463, 469, 470, 548
Onuphiidae 311, 315
Onychophora 260, 457, 462, 464, 465, 496
Ophiocoma 261, 368
Ophioderma 366, 367
Ophiopsis 361, 368
Ophioporeis 361, 366–368
Ophioporus 361
Ophiotryx 359, 367
Ophiura 361
Ophiuroidea 359, 368, 375
Ophryotrocha 308
Opisthobranchia 75, 327, 330
Orthoneurida 134

Oscarella 165, 304
Ostracoda 191
Ostrea 69, 327, 329
Otomastoma 117, 176
Ovema 387, 308, 313
Oweniula 318, 341

Pachycerianthus 58
Palaeonemertini 321
Pandarus 131
Pandorina 14
Paracentrotus 33, 61, 146, 148, 262
Paralopoderma 473
Parascaris 82, 84, 85
Paravortex 117, 118, 174, 175, 176
Paranteroxenos 7, 331
Parvatrema 473, 474, 477
Patella 75, 184, 187, 327, 330
Paupopus 438
Pecten 69
Pectinaria 333
Pectinidae 69
Pedicellina 335–337, 393
Pedicellinidae 333, 334, 339
Palagia 58, 303, 482, 486, 487
Pelmatozoa 370
Peltogaster 206, 415
Peneus 128, 451
Pennaria 163
Pantacrinus 365
Perameles 137, 244, 290
Perca 234
Perigonimus 482, 489
Peripatopsis 464, 465
Perophoridae 222
Phallusia 430
Phascolosoma 25, 326
Phetalla 328, 330
Pholidium 22, 39, 56, 59, 303, 484
Phlebobranchiata 430
Pholcus 199
Phoronide 77, 107, 206, 259, 240, 372, 375, 396, 398, 453, 546, 547
Phoronis 206, 307, 376–378, 379
Phoronopsis 107, 206, 207, 376, 380
Phylactolaemata 208, 380, 390–393
Phyllobothrium 480
Phyllodoce 309, 312, 315
Phyllodocidae 309, 311, 312, 315
Phylophthalinus 474
Physalia 485
Physophoreae 404, 485
Phytomonadina 49, 105
Pilidium 321, 322–325
Piscicola 123, 107
Placentalia 138, 140, 244, 248, 249, 253, 289, 290, 293
Plakina 165
Planctosphaera 350
Planctosphaeroidea 349
Planocera 115, 174, 316
Plathelminthes 106, 115, 172, 316, 473, 407, 496, 545
Platynemus 204
Platyclenea 7, 407, 498

Platyaster 205, 276
Platyasteridae 274, 276
Platynereis 25
Platypocetes 286
Plectamnia 245
Pleurobrachia 53
Pleurodeles 224
Plumatella 390, 391
Pneumodermopsis 330
Podarke 128, 105, 187, 448
Podaxonia 453
Poecilidae 285, 286
Pogonophora 107, 132, 134, 210, 217, 264, 401, 405, 453, 461, 462, 467, 496, 499, 500, 545, 547
Pollicipes 132
Polychaeta 134, 186, 298, 307, 448, 450, 479, 546, 547
Polychaerus 75, 172
Polycitor 431
Polycitoridae 221–223, 427, 492
Polycladide 68, 105, 113–115, 117, 122, 172–174, 182, 187, 188, 290, 317, 446
Polyclinidae 220, 221, 430, 455, 456, 479
Polydesmus 200
Polygordius 120, 185, 306, 307, 310, 311, 313, 315, 316, 327, 342, 343, 380, 448, 462, 546
Polymastia 165
Polymera 459, 460, 469, 548
Polyphemus 128, 129, 134
Plypodium 24, 168–162, 176, 266, 267
Polystomum 11, 94, 95, 178
Polyxenia 57
Pomatoceros 307, 313, 314, 315
Pontania 418, 452
Pontonema 86
Porifera 36, 39, 163, 167, 168, 259, 261, 298, 299, 301, 304, 439, 444, 469, 496, 497, 544, 545
Portes 320
Potamolepis 166
Prasvachia 20, 102, 103, 273, 277, 278, 297
Priapulide 187, 498
Pristurus 232
Proboscidectyla 301
Procephalotryx 179, 180, 321, 446, 459
Procladia 11
Proclithophora 117, 174
Pronephros 229
Prothynchus 117
Proseriata 117, 176, 177
Prosobranchia 327, 330
Prosopylea 453
Praserochmus 120
Prosthorostomum 115
Protaxonia 444
Proteus 430
Protocyclomata 12
Protohydra 154
Protomonadica 15, 105
Protopterus 237
Protostomia 258, 259, 261–263, 340–342, 379, 396, 406, 446, 449, 455, 457, 459, 464
Prototheria 136
Protozoa 8, 15, 448, 496, 544
Protura 415
Pseudechinus 287

Pseudoceros 317
Pseudophyllidea 179, 407
Psocoptera 271
Psolidae 367
Psolidium 367
Psolus 367
Pteraster 365, 366
Pterobranchia 107, 349, 351, 372–375, 406, 434, 500, 502
Pteroplatea 204
Pteropoda 330
Pteropus 291
Pterygota 200, 267, 415, 416
Ptychodera 349
Polmonata 75, 333
Pupa 357
Pycnoclavella 427
Pycnopodia 356
Pyripora 383
Pyrosoma 480, 492
Pyrosomide 98, 219, 222, 284, 455, 409, 492, 493, 496
Pyrostremma 455, 470, 492
Pyrrhocoris 20
Pyura 431

Radialia 258, 444, 445, 548
Rena 435
Raspailia 165
Rathkea 55, 56, 57, 482, 404
Renilla 58
Rhabditia 91
Rhabditida 89
Rhabdocoela 113
Rhabdopleura 134
Rhizocephala 206, 411
Rhodnius 420
Rhopalanema 486
Rhopalura 134
Rhynchocephalia 21
Rhynchoscotex 318
Rhysida 200, 201, 205, 463, 467
Ridgeia 401, 402, 403
Rotatoria 82, 498

Sabellaria 69, 72–74
Sabellidae 301
Saccoglossus 63, 216, 217, 350, 351, 369
Secculina 7, 128, 130, 206, 411, 413, 414, 415
Sagitta 28, 38, 210, 211
Salamandra 286
Salmo 234, 235
Salpa 96, 285
Salpae 222, 284, 409, 497, 493, 496
Sarsia 484
Sauropsida 137, 142, 238, 244, 245, 249, 250, 253–255, 279, 280, 283, 293, 294, 496
Scaphopoda 121, 327
Schizamnion 245
Schizocardium 348, 350
Scincidae 207
Scolecida 121, 259, 264, 333, 340, 346, 446, 447, 449, 458, 546, 548
Scoloplos 187, 316

Scyliorhynchus 233
Scyphozoa 58, 159, 162, 167, 303, 453, 469, 482, 485–487, 489, 497
Sepia 191, 451
Seriata 256
Serpula 311
Serpulidae 28, 189, 307, 311, 313
Sertularia 29
Sertulariidae 444
Siboglinum 47, 132, 135, 210, 212, 401, 402
Sinofora 459
Sinus terminalis 279, 287
Siphonophora 303, 484
Sipunculida 68, 121, 260, 262, 293, 325, 453
Sipunculus 326
Siren 438
Solenodon 291
Solenogaster 120
Solenomya 327, 331, 332
Sphaeromorphus 289
Spio 187
Spionidae 266, 296, 463
Spiralia 46, 68, 74, 104, 187, 108, 121, 132, 147, 158, 173, 174, 179, 182, 187–198, 340, 342, 379, 447, 450, 496, 499, 545
Spirobranchus 307, 311, 312, 341
Spirocodon 56, 58
Spongilia 60, 164, 166, 167, 169
Spongiidae 166, 160, 305
Squamata 287
Sterostomum 479
Strophosyrphus 482
Sternaspis 29
Stichasterias 353
Stichopus 358
Stictococcus 24
Stolidobranchiata 426, 431
Stolonifera 489
Stomatoca 56, 57, 94, 93, 150, 158, 301
Strepsiptera 203, 205, 269–271
Strongylocentrotus 33, 148, 340, 350
Styela 34, 78, 79, 88, 146, 431
Stylidae 427, 430
Stylorhus 318
Stylophthelmus 436
Stylops 270, 271
Subimago 415
Sycon 24, 29, 33, 38, 40, 41, 52, 54, 64, 107, 112, 164, 165, 167–169
Sycozoa 427
Syllidae 198, 489
Syllis 489
Synapta 68, 357
Synopeus 274, 275
Synura 106

Tachipleus 103
Tachycines 203, 466
Taenia 118, 119, 178, 488
Talpa 245
Tarsius 249
Tatusia 249, 257
Tecomys 472
Tegulorhynchus 209, 396, 398

Teleostei 233, 236, 283
Temnocephalida 11
Tendra 303
Terebrno 420
Tentaculata 76, 77, 206, 209, 210, 262, 264, 373, 375, 379, 385, 391, 397-400, 453, 457, 459-470, 496, 499, 500, 502, 545, 547
Terebellidae 313
Terebratella 209
Terebratulina 209, 394, 395
Terodo 307, 327, 328, 329
Ternicola 125
Testicardinez 209, 210, 393, 395, 396-405
Tetilla 167, 169
Tetracita 129
Tetrastemma 179, 182, 451
Thelassema 447
Thaliacea 501
Thamnophis 288, 209
Theriodontia 294
Theristus 88, 110
Theromyzon 123-125
Thompsonia 206, 415
Thysanozoon 317
Thysanura 267
Tiara 57
Tomopteridae 312
Tomopteris 54, 312
Torpedo 232
Trachuata 98, 420, 464
Trachylide 303, 484, 486, 487
Trematoda 120, 178, 319, 499, 548
Trichocephalula 89
Trichocephalus 89
Trichogrammatidae 270
Trichoplax 13, 260, 442
Tricladida 117, 176-178, 495, 499
Trilobita 464
Trilocularis 488
Tripedalia 163, 303, 486
Triptoblastica 13, 154, 158, 170
Tritrella 384
Triton 227
Trochus 70, 75, 330
Tubifex 185
Tubulanus 120, 179, 321
Tubularia 59, 301, 303, 484
Tubulipora 390
Tunicata 217, 433, 439, 469, 479, 489, 493, 545, 548
Tupaja 245
Turbanella 17, 92, 93, 108, 109, 170
Turbellaria 17, 95, 172, 178, 499
Turntopsis 57, 301
Tylenchida 89
Typhloneclida 286

Unio 69, 187, 327
Urechis 25, 122, 184, 447
Urodela 28, 224, 238

Velum 327
Vertebrata 263, 434, 469, 545, 547, 548
Vestibulum 357, 390
Vestimentifera 401, 482, 462
Vipera 239, 287
Viviparus 72, 457, 459
Volvox 12, 49, 50, 51, 54, 59, 105, 106, 544

Wacanthella 96
Watersipora 387

Xenoprorhynchus 117, 176
Xenopus 35, 46
Xenos 203, 270, 271
Xiphosura 195

Yoldia 331, 332, 342
Yungia 317

Zona pellucida 37, 136, 143, 290
Zona radiata 32
Zygocura 339

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Глава I. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА METAZOA	5
Общие закономерности эволюции онтогенеза	5
Происхождение онтогенеза Metazoa	8
Основные направления эволюции онтогенеза Metazoa	15
Глава II. ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	19
Общая характеристика полового размножения у Metazoa	19
Происхождение и развитие половых клеток	20
Строение сперматозоидов	22
Организация яиц	23
Внешний вид	24
Желток и условия его образования	28
Пространственная организация яйца	31
Оплодотворение	36
Яйцевые оболочки	37
Эволюция яиц	28
Проблема полярности яйца	42
Глава III. ДРОБЛЕНИЕ ЯЙЦА	42
Общая характеристика процесса дробления	49
Классификация морфологических типов дробления	49
Полное дробление	49
Табличная палинотомия	55
Тетраздрическое дробление	60
Радиальное дробление	64
Дисимметричное дробление	66
Спиральное дробление	76
Ортогональное дробление	78
Билатеральное дробление	94
Беспорядочное дробление	96
Неполное дробление	96
Поверхностное дробление	98
Дискондальное дробление	103
Эволюционные отношения между различными типами дробления	112
Эволюция спирального дробления	135
Анализ дробления яиц Млекопитающих	146
Значение оплодотворительной сегрегации	149
Бластула как заключительная стадия дробления	153
Глава IV. ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ И ГАСТРУЛЯЦИЯ	153
Теория зародышевых листков, ее история и основные положения	158
Формирование зародышевых листков и их производные в разных группах животных	158
Cnidaria	563

Poufera	163
Stenophora	170
Nemathelminthes	170
Plathelminthes	172
Nemertini	179
Целомические Spiralia	182
Arthropoda	191
Tentaculata	206
Chaetognatha	210
Pogonophora	210
Echinodermata и Hemichordata	211
Acrania и Tunicata	217
Anamnia с голобластическим развитием	223
Anamnia с меробластическим развитием	230
Sauropsida	238
Mammalia	244
Эволюция гаструляции у Позвоночных	251
Общий очерк эволюции зародышевых листков и связанные с ними филогенетические проблемы	257
Глава V. ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ	265
Эмбриональные адаптации Насекомых	267
Эмбриональные оболочки	267
Адаптации к живорождению	269
Адаптации, связанные с эмбриональным паразитизмом	273
Эмбриональные адаптации у Хордовых	278
Провизорные органы яйцекладущих форм	278
Адаптации к живорождению	283
Глава VI. ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ, ЛИЧИНКИ И МЕТАМОРФОЗ	296
Введение	296
Классификация личинок и обзор личиночных форм	300
Первичные личинки	301
Ресничные бластулы и гаструлы	381
Личинки трохофорного типа	306
Polychaeta	307
Plathelminthes	316
Nemertini	321
Echiurida и Sipunculida	325
Mollusca	327
Kamptozoa	333
Филогенетическое значение и эволюция трохофорных личинок	399
Личинки типа диплеуры	346
Hemichordata	349
Echinodermata	352
Эволюционные отношения между различными формами диплеуры	367
Филогенетическое значение личинок типа диплеуры	369
Личинки Tentaculata	375
Phoronida	375
Bryozoa	300
Brachiopoda	393
Эволюционные отношения между личиночными формами Tentaculata	397
Личинки Pogonophora	401
Эволюция первичных личинок	403
Вторичные личинки	486
Stenophora	407
Паразитические черви	407
Arthropoda	489
Chordata	421
Неотения как особый модус эволюции	438
Заключению	439

Глава VII. СТАНОВЛЕНИЕ ДЕФИНИТИВНОГО ПЛАНА СТРОЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ	440
Эволюция проморфологических отношений	443
Происхождение вторичного рта	457
Проблемы матамерии	459
Закон онтогенетической дивергенции К. Бэра	467
Глава VIII. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ	471
Гетерогония	471
Insecta	472
Plathelminthes	473
Метагенез	477
Cnidaria	481
Plathelminthes и Annelida	487
Bryozoa	489
Tunicata	489
Глава IX. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ТИПЫ РАЗВИТИЯ И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ	494
Дополнение	502
ЛИТЕРАТУРА	504
Evolutionary embryology of animals: Abstract	543
Указатель специальных терминов	549
Указатель латинских названий	555

Научное издание

Ольга Михайловна Иванова-Казас

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Утверждено к печати

*Институтом биологии моря Дальневосточного отделения
Российской академии наук*

Художник А. Т. Пожванов

Технический редактор В. В. Шиханова

Корректоры И. А. Крайнева, М. К. Одинокова

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 6.03.95. Подписано к печати 06.09.95. Формат 70 x 188 1/16.
Бумага офсетная. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 46.15. Уч.-изд. л. 56.3.
Тираж 1000. Тип. зак. № 3465. С 1208.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12